

SÉRIE A, N° 834

N° D'ORDRE : 4634

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LENOIR

1^{re} THÈSE. — ÉVOLUTION DU TISSU VASCULAIRE CHEZ QUELQUES
PLANTULES DE DICOTYLÉDONES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 avril 1920 devant la Commission d'examen :

MM. G. BONNIER. *Président.*

GENTIL..... }
HÉROUARD.. } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, 120

1920



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553018_0080

SERIE A, N° 834
N° D'ORDRE : 1631

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LENOIR

1^{re} THÈSE. — ÉVOLUTION DU TISSU VASCULAIRE CHEZ QUELQUES
PLANTULES DE DICOTYLÉDONES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le avril 1920 devant la Commission d'examen :



MM. G. BONNIER. *Président.*

GENTIL..... }
HÉROUARD.. } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, 120

1920

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	HOUSSAY, <i>Professeur</i> . Zoologie.
<i>Doyen honoraire</i> . .	P. APPELL, <i>Professeur</i> . Mécanique analytique et Mécanique céleste.
<i>Professeurs honoraires</i>	{ P. PUISEUX. VÉLAIN. BOUSSINESQ.
	LIPPMANN Physique.
	BOUTY Physique.
	E. PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. DELAGE Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	Gaston BONNIER Botanique.
	KOENIGS Mécanique physique et expérimentale
	GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER Chimie organique.
	JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET Physique.
	WALLERANT Minéralogie.
	ANDOYER Astronomie.
	PAINLEVÉ Mécanique rationnelle.
	HAUG Géologie.
	H. LE CHATELIER Chimie.
	Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
<i>Professeurs</i>	M ^{me} P. CURIE Physique générale.
	CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
	G. URBAIN Chimie.
	Émile BOREL Théorie des fonctions.
	MARCHIS Aviation.
	Jean PERRIN Chimie physique.
	G. PRUVOT Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	MATRUCHOT Botanique.
	ABRAHAM Physique.
	CARTAN Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. GUICHARD Géométrie supérieure.
	MOLLIARD Physiologie végétale.
	LEBESGUE Application de l'analyse à la géométrie.
	LAPICQUE Physiologie.
	GENTIL Géographie physique.
	VESSIOT Mathématiques générales.
	N. Histologie.
	N. Physique, mathém. et calcul des probabilités.
	LELUC Physique.
	HÉROUARD Zoologie.
	LÉON BERTRAND Géologie.
<i>Professeurs adjoints</i>	Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	COTTON Physique.
	LESPIEAU Chimie.
	SAGNAC Physique (Enseignement P. C. N.).
	PEREZ Zoologie (Évolution des êtres organisés).
<i>Secrétaire</i>	D. TOMBECK.

ÉVOLUTION DU TISSU VASCULAIRE

CHEZ

QUELQUES PLANTULES DE DICOTYLÉDONES

Par Maurice LENOIR

INTRODUCTION

Malgré la quantité considérable d'ouvrages publiés sur ce sujet, si nous avons osé l'aborder à notre tour après tant de savants botanistes du XIX^e siècle et du commencement du XX^e, c'est que les résultats qu'ils semblaient avoir nettement établis ont été remis complètement en question, il y a de cela seulement quelques années, par M. Gustave Chauveaud. Ses nombreux mémoires tendent à prouver que les transformations subies dans la forme, la disposition des faisceaux libéro-ligneux, à leur passage de la racine dans la tige et les cotylédons des jeunes plantules en voie de développement des plantes vasculaires, n'existent pas en réalité comme on l'a décrit et admis jusqu'à ces dernières années. Nous avons pris à tâche de contribuer à mettre au point, autant que nos moyens nous le permettaient, la question, pour un certain nombre de plantules de Dicotylédones.

Nous avons étudié tout particulièrement plusieurs espèces du genre *Veronica* au point de vue seulement de l'apparition des premiers vaisseaux ligneux et des premiers vaisseaux libériens, en considérant aussi quelquefois l'ensemble des autres formations du faisceau.

Pour étendre et généraliser quelque peu les résultats ob-

tenus par l'étude des plantules de *Veronica*, nous avons observé, de façon plus sommaire cependant, celles d'autres espèces de Dicotylédones :

Helianthus annuus, *Urtica pilulifera* et *dioica*; *Lamium amplexicaule* et *album*, *Cucumis dipsaceus*, *Cucurbita maxima*, *Carum Carvi*.

Nous nous sommes facilement procuré les différentes graines de ces espèces, grâce à l'obligeance de MM. les professeurs des Facultés de Lyon, Grenoble, Montpellier et, tout particulièrement, à celle de M. le professeur Costantin, au Muséum d'Histoire naturelle.

Les germinations ont été obtenues aux laboratoires de Botanique de la Sorbonne ou à celui du Muséum.

Les recherches ont été faites à la Sorbonne, sous la direction de notre excellent maître M. le professeur Gaston Bonnier. Une partie de cette étude a été exécutée au Muséum, où nous avons trouvé un excellent accueil. Nos sentiments de reconnaissance s'adressent tout d'abord à M. Van Tieghem, dont le monde savant a eu à déplorer la perte en 1914; nous avons aussi reçu des conseils du regretté Louis Morot, qui était alors assistant au Muséum. Nos remerciements s'adressent encore à M. Gustave Chauveaud, sous-directeur du Laboratoire des Hautes Études, ainsi qu'aux travailleurs du Muséum, chez lesquels nous avons trouvé une complaisance inépuisable.

Nous n'aurions garde non plus d'oublier et de passer sous silence l'aide bienveillante que nous avons toujours trouvée au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, auprès de M. Jean Friedel, qui était conservateur des collections; de M. Viguiier, qui était maître de conférences; de M. Coupin, chef des travaux pratiques; de M. Combes, préparateur dans ce même laboratoire.

Remercions aussi M. l'abbé Etoc pour les encouragements qu'il nous a donnés, et adressons un souvenir ému et reconnaissant à notre très regretté maître l'abbé Réchin.

Que M. Edmond Perrier, directeur du Muséum, à l'amabilité duquel nous devons d'avoir obtenu une bourse de doctorat, veuille bien agréer nos sincères remerciements.

ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

Notre premier travail sur le sujet fut une note parue dans les *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, le 7 avril 1913, note qui traite du « début de la différenciation vasculaire dans la plantule des *Veronica* », à laquelle répondit un peu vertement M. G. Chauveaud. Nous avons jugé meilleur d'attendre, pour reprendre la question, le moment où nous publierions la présente thèse. Cette réponse de M. G. Chauveaud nous fut très utile ; elle nous rappela très à propos qu'en sciences il est nécessaire, si l'on veut bien se faire comprendre, de définir nettement les termes dont on se sert lorsqu'ils ont été employés dans des sens divers par des auteurs différents.

Nous définirons donc, avant toute chose, les termes fondamentaux suivants dont nous aurons à nous servir très souvent au cours de ce travail :

- 1° Vaisseau libérien ;
- 2° Tube criblé ;
- 3° Vaisseau ligneux ;
- 4° Cellule vasculaire ligneuse ;
- 5° Faisceau libérien ;
- 6° Faisceau ligneux ;
- 7° Faisceau libéro-ligneux.

Un grand nombre de botanistes, tels que Van Tieghem, MM. Bonnier, Lignier, Belzung, Matruchot, Daguilleon, nomment *tube criblé* une file de cellules, tantôt cylindriques, tantôt prismatiques, portant des cribles sur leurs parois séparant ordinairement deux cellules d'une même file. Ces conduits transportent la sève élaborée.

Pour d'autres botanistes, tels que Russow, Lecomte, Chauveaud, le tube criblé est seulement formé de l'un quelconque des articles unicellulaires des files que les botanistes précédemment cités appellent tubes criblés.

De là des confusions et des équivoques qu'il nous est nécessaire de faire disparaître pour éviter des discussions de mots inutiles. Pour préciser mieux la nature des éléments, nous adopterons désormais les dénominations suivantes :

1^o *Vaisseau libérien ou vaisseau criblé*. — L'unité vasculaire formée par une file conductrice d'éléments criblés sera désignée par le terme *vaisseau criblé* ou *vaisseau libérien*.

2^o *Tube criblé ou cellule criblée*. — L'élément criblé formé par une seule cellule sera désigné sous le nom de *tube criblé* ou de *cellule criblée*.

3^o *Vaisseau ligneux*. — Le *vaisseau ligneux* est une file de cellules à parois épaissies et lignifiées dont les cloisons séparatrices de deux cellules successives peuvent se résorber en tout ou en partie, formant de véritables tubes plus ou moins parfaits. Les vaisseaux ligneux transportent la sève brute.

4^o *Cellule vasculaire ligneuse*. — Nous désignerons ainsi chacune des cellules entrant dans la composition d'un vaisseau ligneux.

5^o *Faisceau libérien*. — C'est l'ensemble des vaisseaux libériens et des éléments libériens annexes dépendant d'un même pôle de différenciation et juxtaposés en groupes à côté les uns des autres.

6^o *Faisceau ligneux*. — Même définition que la précédente, en remplaçant le mot libérien par le mot ligneux.

7^o *Faisceau libéro-ligneux*. — Ensemble des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux juxtaposés et liés dans une communauté de parcours.

Ces définitions étant établies, nous examinerons les théories principales qui se sont donné pour but la connaissance et l'explication du passage de la disposition alterne, caractéristique actuellement de la racine, à la disposition superposée, réalisée dans la tige et les feuilles, des faisceaux libéro-ligneux. Nous ferons la critique de ces théories; nous exposerons ensuite les faits qu'il nous a été donné d'observer; nous verrons enfin quelles conclusions nous croyons devoir en tirer.

Au commencement du xx^e siècle, deux théories principales se trouvent en présence pour expliquer le passage de la structure alterne radiculaire à la structure superposée du faisceau libéro-ligneux dans la feuille et la tige. La plus ancienne en date, due à Van Tieghem (1869-1871), est celle mise au point par M. Gaston Bonnier ; l'autre, entièrement nouvelle, est le résultat de longues observations faites par M. G. Chauveaud. Nous bornerons notre étude à la manière dont les premières formations libéro-ligneuses radiculaires se comportent en passant dans la tige et les cotylédons des plantules des Phanérogames, examinant les théories envisagées dans ce cadre restreint, mais encore suffisamment général.

CHAPITRE PREMIER

THÉORIES ET CRITIQUE

§ 1. — Théorie de la torsion et du dédoublement.

A. THÉORIE. — Le système le plus ancien, auquel se rallient en fait la majorité des botanistes, peut être énoncé dans les trois propositions suivantes :

Dans le collet des Phanérogames, lorsqu'on suit les faisceaux libéro-ligneux de la radicule dans la portion de tige sous les cotylédons qui en sont les premières feuilles, d'où son nom d'axe hypocotylé, pour s'élever dans les cotylédons :

1^o Le faisceau ligneux (accompagné des deux demi-faisceaux libériens qu'il semble entraîner) en forme de V de Y ou de I, à pointement trachéen extérieur dans le radicule, s'ouvre dans l'axe hypocotylé et finit par se retourner complètement dans le cotylédon, ou même dès l'axe hypocotylé ;

2^o Il y a donc identité entre le faisceau libéro-ligneux radiculaire et le faisceau libéro-ligneux cotylédonaire ; le premier, caractéristique de la racine, possédant la disposition alterne ; le second, caractéristique de la feuille et de la tige, ayant le bois et le liber en superposition ;

3^o Pendant que la rotation du faisceau se produit, il y a dédoublement. Le pôle ligneux se divise en deux parties égales qui tournent de 180° environ ; le liber se scinde en deux portions, dont chacune suit l'extrémité d'une des branches du V dans son mouvement.

D'après cette théorie donc, il y a identité entre le faisceau radiculaire et le faisceau cotylédonaire, dédoublement, et rotation des demi-faisceaux dans l'axe hypocotylé.

A l'appui de ces conclusions, nous citerons l'étude faite par

Gérard de deux plantules (*Nigella damascena* et *Veronica hederæfolia*), après avoir exposé la théorie dans un résumé de deux notes mettant au point la question et présentées par M. Gaston Bonnier en 1900 à l'Académie des sciences (1), notes dans lesquelles il montre les rapports entre les différentes structures cribro-vasculaires primaires en passant de la racine à la tige et au cotylédon:

1^o Marche de la différenciation des cellules dans le cylindre central de la racine : si l'on considère des coupes transversales faites à un niveau où tous les éléments de la structure primaire sont déjà formés, alors qu'il n'y a encore de constitué par faisceau qu'un vaisseau ligneux ou quelques vaisseaux libériens, on voit les files cellulaires non différenciées disposées en éventail autour du premier vaisseau ou des premiers éléments libériens.

Si l'on observe la plus interne d'un groupe de ces files cellulaires à partir d'un pôle ligneux, les éléments se succèdent de la périphérie vers le centre, puis obloquent à droite ou à gauche, enfin se dirigent du centre à la périphérie vers un pôle libérien à partir duquel se différencient quelques cellules qui se mettent dans le prolongement des files procédant du pôle ligneux. La file entière présente la forme d'un *u* large. La file la plus externe se développe tangentiellement au cylindre central d'un pôle ligneux à un pôle libérien suivant et, entre ces deux séries extrêmes, la marche se produit de façon analogue pour les files intermédiaires. A la rencontre de deux files cellulaires libériennes et ligneuses, une cellule se trouve, qui ne peut être considérée comme libérienne ou ligneuse et qui, par des cloisonnements de direction perpendiculaire à celles-ci, donne la structure secondaire lorsqu'elle existe.

2^o Comparaison de la différenciation des éléments dans la racine et dans la tige : comparons cette première structure de la racine à celle de la tige de la même plante. Dans la tige, chaque fragment du tissu libéro-ligneux est produit par une

(1) *C. R. Acad. sc.*, t. CXXI, p. 781 (séance du 12 novembre 1900). — *Id.*, p. 1276 (séance du 31 décembre 1900).

double différenciation, qui a pour point de départ le pôle libérien, d'une part, et, de l'autre, le pôle ligneux, situés tous les deux sur un même rayon du cercle formé par la coupe du cylindre central. Les directions de différenciation des files de cellules s'établissent en éventail à partir du pôle ligneux vers le pôle libérien et du pôle libérien vers le bois.

Il s'ensuit que l'ordre de différenciation des éléments du cylindre central est exactement le même dans les deux membres de la plante, à cela près que le développement des tissus s'effectue dans la tige, suivant un ensemble de lignes régulières symétriques rejoignant deux pôles opposés radialement et, dans la racine, suivant un ensemble de lignes régulières, mais asymétriques, qui relient deux pôles sensiblement placés sur une même circonférence. Les deux directions opposées se rencontrent bout à bout dans le dernier élément différencié de la file considérée, aussi bien dans la racine que dans la tige.

On peut représenter comparativement la structure de la tige à celle de la racine par le schéma suivant (schéma R et T, note 1, p. 7). Considérons le schéma T (fig. 1) représentant deux demi-faisceaux libéro-ligneux de la tige (pb_1 , pl_1 et pb_2 , Pl. II), séparés par un rayon médullaire rm , rm' . Imaginons que les files de cellules indiquées par des flèches qui se correspondent soient flexibles. Si l'on rapproche entre eux les deux pôles ligneux pb_1 , pb_2 , et qu'on les fasse glisser jusqu'à venir près du bord du cylindre central, en entraînant à leur suite toutes les files de cellules qui en dérivent, on obtiendra le schéma représenté au-dessous R (fig. 1), c'est-à-dire la structure de la racine. On peut dire que la racine renferme deux demi-faisceaux libéro-ligneux approximativement tangentiels, qui correspondent à deux demi-faisceaux libéro-ligneux de la tige approximativement radiaux.

3° Conséquences anatomiques résultant des faits précédents : le cylindre central présente le même plan général dans la tige et dans la racine ; la seule différence réside dans la position des pôles ligneux, qui, dans la racine, sont comme rejetés vers la périphérie du cylindre central.

Telles sont les conclusions sur lesquelles est basée la

théorie de l'identité du faisceau foliaire et radulaire, du dédoublement et de la rotation.

Voyons maintenant les modes présentés par ce dédoublement et cette rotation chez les Dicotylédones d'après cette théorie.

Le passage des faisceaux varie considérablement suivant

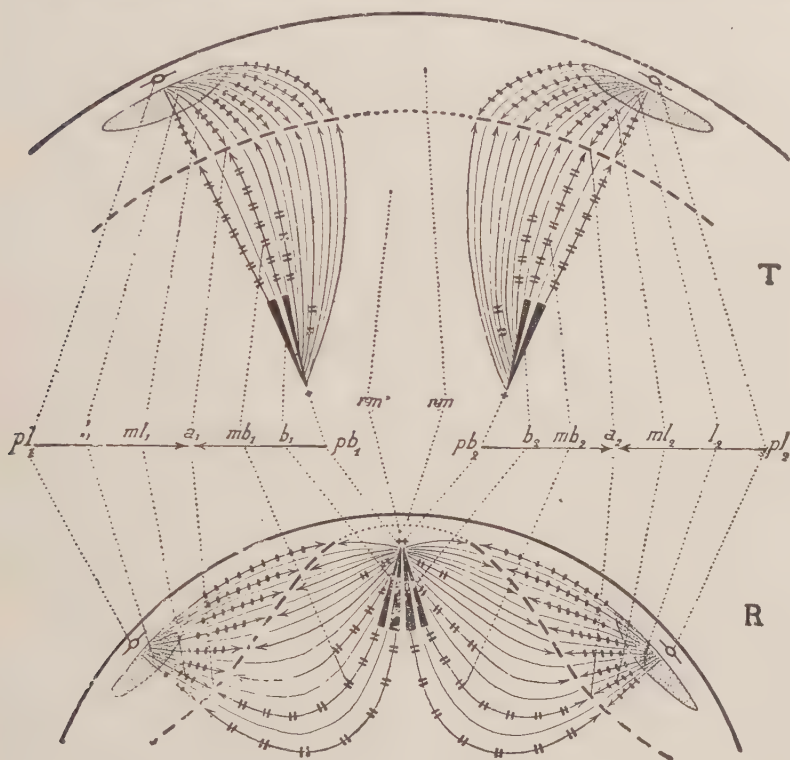


Fig. 1. — Schéma T : coupe transversale de deux demi-faisceaux libéro-ligneux dans la tige ; schéma R : *id.* dans la racine. — pl_1, pl_2 , pôles libériens ; l_1, l_2 , liber primaire ; ml_1, ml_2 , liber secondaire ; a_1, a_2 , zone génératrice du bois et du liber ; mb_1, mb_2 , bois secondaire ; b_1, b_2 , bois primaire ; pb_1, pb_2 , pôles ligneux ; rm, rm' , rayon médullaire. (D'après Gaston Bonnier.)

les plantes, mais peut se réduire à deux cas principaux.

1° Les faisceaux libériens continuent leur marche dans la tige hypocotylée sans modifications ; au contraire, les faisceaux ligneux se dédoublent radialement en deux lames vasculaires séparées peu à peu par interposition de parenchyme. Les deux moitiés tournent sur elles-mêmes de 180° environ, chacune d'elles s'unissant à la moitié correspondante

de l'autre faisceau, constituant ainsi un faisceau nouveau, mais dont l'orientation est inverse de celle qui était réalisée dans la racine ; la partie externe du faisceau est devenue interne et, réciproquement, la portion interne est devenue externe. Le faisceau ligneux ainsi retourné se place en dedans, en face d'un faisceau libérien caulinaire.

Le nombre des faisceaux libéro-ligneux de la tige reste le même que celui des faisceaux libéro-ligneux de la racine.

2^o La plupart du temps, le dédoublement affecte non seulement les faisceaux ligneux, mais encore les faisceaux libériens. Chaque demi-faisceau ligneux retourné se place en face d'un demi-faisceau libérien voisin, qui se déplace sur le côté pour aller à sa rencontre. Les faisceaux libéro-ligneux sont alors dans la tige en nombre double de ce qu'ils étaient dans la racine (par exemple chez le Haricot). Les faisceaux libéro-ligneux pénètrent alors de l'hypocotyle dans les cotylédons, quelquefois en partie seulement, puis se reforment dans l'épicotyle.

B. FAITS. — Pour concrétiser l'expression de ces vues théoriques, nous allons exposer deux exemples d'observations faites par Gérard sur le *Nigella damascena* et le *Veronica hederæfolia* dans ses *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (1).

Nigella damascena L. (p. 309). — « La racine, de structure très normale, présente le type binaire... Les faisceaux vasculaires sont formés d'une dizaine de petites trachées disposées sur deux rangs. Les deux faisceaux isolés laissent une moelle au centre. Les faisceaux libériens comprenant un même nombre d'éléments sont largement séparés des faisceaux vasculaires par le tissu conjonctif du cylindre central légèrement elliptique... Le cylindre central conserve la structure de cette partie de la racine jusque dans le voisinage des cotylédons ; ses éléments prennent alors en très peu de temps la disposition caractéristique de la tige ; celle-ci ne se réalise pourtant pas entièrement avant la séparation des cotylédons. Les faisceaux conservent

(1) *Bot., Ann. Sc. Nat.*, 5^e série, t. XI, 1880-1881, p. 308.

dans l'axe hypocotylé une orientation spéciale. La tige n'apparaît véritablement qu'à la base du premier entre-nœud...

« Ce n'est qu'à quelque distance des cotylédons que commencent les transformations sérieuses du cylindre central. Jusque-là, le tissu conjonctif central s'est légèrement agrandi; les faisceaux libériens ont augmenté le nombre de leurs éléments et se sont étalés le long de la couche rhizogène, s'avancant vers les faisceaux vasculaires pour faciliter la formation des faisceaux libéro-ligneux...

« Lorsque l'axe se sépare en deux masses pour former les cotylédons.... le tissu conjonctif central pénètre au milieu des éléments des faisceaux vasculaires; ceux-ci prennent l'aspect d'un V dont la pointe, tournée vers l'extérieur, est formée par la trachée primitive. A la suite de cet écartement, les vaisseaux les plus larges, formés en dernier lieu, viennent s'appuyer contre les extrémités des faisceaux libériens. La trachée primitive est ensuite *repoussée* vers l'intérieur par interposition du tissu conjonctif entre cette trachée et le péricambium. Repoussée de plus en plus profondément par la multiplication de ce tissu, la trachée primitive entraîne les éléments vasculaires, et bientôt les deux branches du V se trouvent sur le prolongement l'une de l'autre. Comme conséquence apparaissent deux faisceaux libéro-ligneux opposés confondus par leur extrémité interne, formant une sécante au cylindre central. Ils ont les caractères des faisceaux de la tige sans en avoir l'orientation.

« Lors de la séparation des faisceaux vasculaires libéro-ligneux qui s'infléchissent dans les cotylédons, les masses vasculaires opposées tournent sur les trachées médianes communes afin de se rapprocher et de se confondre...

« Les masses libériennes opposées entraînées dans le mouvement ne se confondent point; elles demeurent séparées par les cellules rhizogènes et les cellules conjonctives qui ont repoussé la trachée primitive...

« Simultanément les faisceaux libériens se divisaient en trois masses égales. Nous avons déjà suivi jusque dans les cotylédons les deux latérales qui se superposent aux demi-

faisceaux vasculaires de la racine ; la partie médiane, plutôt procambiale que libérienne, donne naissance à la face interne dans l'ordre centrifuge à de petites trachées. Les faisceaux libéro-ligneux ainsi constitués ont dès leur naissance tous les caractères des faisceaux vasculaires de la tige. Ils se divisent bientôt en trois masses, deux petites latérales qui deviennent les nervures latérales des cotylédons ; la médiane plus volumineuse passe dans le premier entre-nœud. »

Veronica hederæfolia L. — « Plantule de faible puissance mesurant 4^{cm},5 ; la racine, longue de 1 centimètre seulement, augmente surtout de volume dans sa partie supérieure, sans qu'il y ait pour cela de saut brusque dans le diamètre... Le liber est fort étalé, les faisceaux vasculaires non réunis au centre.

« Il faut remonter 2 centimètres au-dessus de la transformation des téguments avant de trouver une nouvelle modification ; là apparaît le tissu conjonctif entre les trachées et le péricambium. Les faisceaux sont repoussés en bloc vers l'intérieur ; mais le mouvement s'arrête avant que les éléments les plus externes se soient engagés dans la moelle. Aussi, lorsque, un peu plus haut, la moelle coupant ces faisceaux en V puis les séparant en deux masses aura formé deux petits faisceaux avec chacun d'eux, ces éléments auront leurs trachées les plus étroites tournées vers l'extérieur. Ils s'opposeront au liber tout en conservant cette disposition. Vers les cotylédons, ils se ramassent sur eux-mêmes et prennent l'orientation tangentielle. Ils ne la perdent qu'en pénétrant dans les cotylédons. Ils se rapprochent de l'orientation radiale en tournant légèrement sur eux-mêmes, mais conservent une disposition inclinée.

« Les faisceaux libériens ne se divisent qu'à la séparation des cotylédons, ils donnent naissance aux trois masses obligatoires. Après avoir disloqué la couche rhizogène par leur pénétration, ils s'appuient directement sur l'endoderme.

« Le collet comprend la tigelle seulement. La structure de la tige est presque réalisée à la naissance des cotylédons, moins toutefois l'élargissement du cylindre central, qui reste fort étroit. Il est très rare d'observer dans la tigelle les deux

cylindres avec la puissance qu'on leur connaît dans la tige. De toutes les modifications, l'élargissement du cylindre central dans des proportions convenables est certainement de beaucoup la plus difficile à obtenir. D'une façon générale, il se produit plus souvent dans les végétaux à grand diamètre que dans les autres. »

Mécanisme de la torsion et du dédoublement. — Donc, d'après les partisans de ces théories, le repoussement du faisceau ligneux se trouve produit par l'apparition d'une masse parenchymateuse qui se différencie entre le péricycle et le pôle ligneux. Cette masse parenchymateuse commence très atténuée par la base, puis augmente d'importance à mesure qu'on s'élève dans la tige, et les cotylédons repoussant de plus en plus les vaisseaux ligneux. Lorsque la *pression* contre le pôle ligneux devient assez forte, il se produit une rupture de continuité vers le milieu du faisceau; le parenchyme s'introduit entre les deux lames vasculaires rejoignant la masse parenchymateuse centrale. Ce rayon de parenchyme s'accroît quelque peu, séparant complètement les deux demi-faisceaux retournés.

§ 2. — Critique de la théorie de la torsion et du dédoublement.

A. — Les partisans de cette théorie ont affirmé que les faisceaux radiculaires en V, en Y, en I passant dans l'axe hypocotylé se séparent radialement en deux lames vasculaires dont chacune se retourne de 180° en arrivant dans les cotylédons, où elles sont orientées radialement encore, mais en sens contraire. Ils en ont conclu qu'il se produisait un dédoublement et une torsion dans le faisceau vasculaire en passant de la radicule dans le cotylédon par l'axe hypocotylé, qu'il y a identité complète entre le faisceau libéro-ligneux radiculaire et le faisceau cotylédonaire.

Mais quelle est la valeur des preuves apportées pour démontrer l'exactitude de la théorie? Les partisans de la torsion ont vu un faisceau à différenciation centripète dans

la radicule. Plus haut, le faisceau qui semblait correspondre au précédent se trouvait être séparé en deux moitiés radialement, les vaisseaux les plus internes et en même temps les plus grands étant plus écartés les uns des autres que les vaisseaux voisins du péricycle. Plus haut encore, ils ont vu les vaisseaux les plus grands accolés radialement, et ils en ont conclu que le faisceau radiculaire se dédoublait radialement dans l'axe hypocotylé; chaque moitié se déplaçait pour sa partie primitivement interne du centre vers la périphérie et, pour sa partie péricyclique, de la circonférence vers le centre.

En énonçant ces conclusions, les partisans de la torsion ont fait une suite d'hypothèses qui présentent de la vraisemblance, mais restent cependant douteuses. Ils admettent que le faisceau rencontré dans la radicule, le faisceau rencontré plus haut dans l'axe hypocotylé, puis enfin dans le cotylédon sont en continuité absolue entre eux dans tous leurs éléments constitutifs, de telle sorte que, de quelque point de départ qu'on ait choisi, que ce soit la feuille pour descendre dans la radicule ou que ce soit de la radicule pour monter dans la feuille, on passe sans solution de continuité de la structure superposée à la structure alterne, ou réciproquement de la structure alterne à la structure superposée. D'où il faut conclure à l'identité d'âge au point de vue ontogénique entre les faisceaux alternes de la radicule et les faisceaux superposés du cotylédon. Les structures alterne intermédiaire et superposée ne représentent, d'après eux, que des modes d'arrangement en rapport avec les fonctions foliaires et radiculaires. De l'identité du faisceau admise par eux dans la radicule et les autres parties de la plantule découlent les deux autres conclusions relatives, l'une au dédoublement, l'autre à la torsion des deux parties dédoublées du faisceau radiculaire. Ils expliquent ces faits par une migration du pôle ligneux, de sa situation périphérique à une situation interne provoquée par le développement d'une masse parenchymateuse d'autant plus importante qu'elle gagne en hauteur dans l'axe hypocotylé et les cotylédons.

Or, ils n'ont pas prouvé que les vaisseaux libériens et les

vaisseaux ligneux rencontrés à des hauteurs différentes dans les divers membres de la plantule sont bien les mêmes d'un bout à l'autre et ne sont pas, en réalité, des vaisseaux différenciés à ces hauteurs, suivant le parcours de la courbe que, d'après eux, décrit le faisceau réellement.

L'exposé de ces quelques objections montre l'état hypothétique des conclusions tirées par les tenants de la théorie de la torsion et du dédoublement; ils n'ont pas prouvé, en effet, la continuité entre les premières formations vasculaires dans les cotylédons, l'axe hypocotylé et la radicule; ils n'ont pas prouvé non plus que le pôle ligneux se déplace vraiment par repoussement des formations ligneuses et non par substitution d'un deuxième vaisseau ligneux au premier, puis d'un troisième au second, etc., à mesure qu'on s'élève en passant de la racine à la tige.

Là est le noeud même de la question; pour faire cette preuve, il est nécessaire de prendre chaque vaisseau à l'une ou l'autre de ses extrémités et de le suivre jusqu'à l'extrémité opposée, alors que le nombre des vaisseaux différenciés est d'un, deux, trois ou quatre, pour se mettre à l'abri des erreurs qui ne manqueraient pas de se produire si l'on avait affaire à une masse. Or, ceci n'a pas été fait; les coupes ont été prises à des niveaux très espacés les uns des autres et dans des plantules ayant des faisceaux libéro-ligneux trop compactes; ainsi âgées, les premières formations vasculaires sont déjà en partie au moins disparues; c'est évidemment une condition très défavorable à l'observation de l'ontogénie des faisceaux, à leur identification sur leur parcours.

Une courte analyse critique des deux notes de Gérard dont nous avons donné les points essentiels va nous le montrer.

Nigella damascena L. — Dans la racine de la plantule étudiée par Gérard, nous trouvons des faisceaux vasculaires pourvus d'une dizaine de vaisseaux, et des faisceaux libériens de même importance. Ceci nous met déjà en présence d'une plantule à un stade de développement relativement avancé. A cet état de croissance il y a déjà eu des disparitions vasculaires et, par conséquent, l'on ne peut avoir

la certitude de décrire la façon dont se comportent les premiers vaisseaux libéro-ligneux dans leur trajet de la racine au cotylédon, étant donné qu'on peut avoir affaire de la sorte à des vaisseaux d'âge ontogénique différent, dont la continuité d'un bout à l'autre de la plantule n'est que le résultat d'une illusion provenant de ce que les coupes transversales discontinues, faites aux niveaux considérés, ne sont pas reliées entre elles par l'observation effective, mais seulement par une vue de l'esprit.

Donc déjà, quand bien même la description serait exacte, il serait impossible d'en faire état pour prouver absolument en faveur de la théorie de la torsion.

Le doute s'accroît encore sur la valeur de la description comme preuve, lorsque Gérard expose que : « A quelque distance des cotylédons... les faisceaux libériens ont augmenté le nombre de leurs éléments et se sont étalés le long de la couche rhizogène s'avancant vers les faisceaux vasculaires... » Nous sommes déjà en plein dans les formations secondaires au niveau considéré et, à ce moment du développement il y a un bon nombre de vaisseaux disparus, ainsi que nous avons pu nous en rendre compte après M. G. Chauveaud. D'ailleurs, dans une masse considérable de vaisseaux libériens et ligneux, la continuité de chaque vaisseau est impossible à suivre avec certitude.

« Lorsque l'axe se sépare en deux masses... le tissu conjonctif central pénètre au milieu des éléments des faisceaux vasculaires ; ceux-ci prennent l'aspect d'un V dont la pointe, tournée vers l'extérieur est formée par la trachée primitive... » Cette observation vient confirmer nos doutes précédents. Nous nous trouvons là en présence du fait de l'accélération basifuge démontré par M. G. Chauveaud. Les premiers vaisseaux ligneux ont disparu, tandis qu'à l'âge de la plantule étudiée des vaisseaux intermédiaires et superposés se sont différenciés, visibles sur une coupe transversale faite plus haut que les précédentes, donnant l'apparence d'une introduction de tissu conjonctif entre les vaisseaux ligneux groupés dans la radicule. En réalité, ce ne sont pas les mêmes, mais des vaisseaux plus récents.

Un fait à retenir, « la trachée primitive est ensuite repoussée vers l'intérieur par interposition de tissu conjonctif entre cette trachée et la péricambium ». Il existe en effet à ce niveau un tissu interposé entre le faisceau ligneux et le péri-cycle, mais il y a discussion sur son origine. M. G. Chauveaud affirme qu'il est essentiellement primitif, qu'il n'est autre chose que du tissu ligneux avorté. Les partisans de la torsion affirment qu'il est d'origine postérieure à la formation du faisceau ligneux et cause de la torsion ; nous verrons dans la suite ce qu'il faut en penser.

Veronica hederæfolia L. — Plantule encore beaucoup trop âgée pour suivre le sort fait aux faisceaux libéro-ligneux de la racine lorsqu'ils passent dans l'axe hypocotylé et les cotylédons.

« ... Deux centimètres au-dessus de la transformation des téguments... les faisceaux sont repoussés en bloc vers l'intérieur... un peu plus haut, la moelle, coupant ces faisceaux en V puis les séparant en deux masses... » Nous avons fait des coupes dans des plantules plus jeunes du *V. hederæfolia*, et nous pouvons affirmer que, seule, la disparition des premiers éléments formés peut donner l'illusion du dédoublement décrit, de même que l'apparition de nouveaux vaisseaux ligneux donne l'illusion d'une torsion aussi accentuée.

Les partisans de l'identité des faisceaux libériens et ligneux, de leur torsion et de leur dédoublement dans la racine, l'axe hypocotylé et les cotylédons n'ont donc pas apporté la preuve convaincante de leurs théories.

B. — A notre sentiment, nous ajouterons le poids des graves objections formulées par M. G. Chauveaud, tant celles contenues dans son ouvrage d'ensemble sur *l'Appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution* (1), que celles que nous avons pu recueillir oralement. Nous en donnerons le résumé condensé.

« Toutes les théories en présence, écrit-il, peuvent invoquer à leur appui un nombre plus ou moins grand de faits

(1) *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 5^e série, t. XIII, année 1911.

ANN. DES SC. NAT. BOT., 10^e série.

concordants; mais aucune d'elles ne puise dans l'ontogénie la confirmation décisive. » Les botanistes admettent, en effet, que l'évolution des végétaux a eu lieu à une époque géologique si reculée que tout vestige en est effacé dans les plantes actuelles. Cette opinion ne peut plus se soutenir, car : « L'ontogénie montre une succession de phases qui sont caractérisées chacune par une disposition différente des deux sortes d'éléments conducteurs. » Et ces phases se succèdent toujours dans le même ordre, la disposition superposée par exemple étant toujours postérieure chez les Phanérogames à la disposition alterne. « C'est là un fait qui se montre en désaccord complet avec les théories soutenues jusqu'ici... En effet, les partisans de la théorie des phytons regardent la disposition superposée de la feuille comme la disposition initiale et lui font succéder la disposition alterne de la racine, » alors que la marche inverse est suivie dans l'ontogénie. Il n'existe pas, comme l'affirment les phytonistes, « un type propre à la racine et un type différent propre à la tige, car l'appareil conducteur peut présenter dans l'une et dans l'autre des dispositions identiques, ainsi qu'on le constate en comparant par exemple une racine de *Cryptomeria* à une tige de *Sphenophyllum*... ».

« En admettant l'identité du faisceau vasculaire alterne de la racine et du faisceau superposé de la tige, puis en expliquant leur inversion par un dédoublement suivi d'une rotation, on fait une triple hypothèse, qui doit être complètement abandonnée. En effet :

« 1^o Il n'y a pas identité entre le faisceau superposé et le faisceau alterne, parce que le premier est formé de vaisseaux et d'éléments non vasculaires, tandis que le second est formé exclusivement de vaisseaux.

« 2^o Le dédoublement n'a jamais lieu ;

« 3^o La rotation ne se produit pas davantage.

« Enfin la disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes non pas parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution. »

Une autre raison doit faire abandonner cette idée qu'il y a identité dans les faisceaux sur toute leur longueur. Les cellules se présentent à l'intérieur du cotylédon dans la disposition superposée, en ordre sérié indiquant nettement la présence d'éléments secondaires issus du recloisonnement d'une assise cambiale; or, le faisceau radiculaire ne contient que des formations primaires, donc le faisceau n'est pas identique dans la radicule et le cotylédon; le faisceau à disposition alterne n'est pas identique au faisceau à disposition superposée.

Il n'y a pas dans la racine de files cellulaires orientées d'un pôle ligneux au pôle libérien le plus proche, comme l'expose M. G. Bonnier; par conséquent sa théorie, imaginant le changement de direction plus ou moins centripète dans la racine en une direction plus ou moins centrifuge dans le cotylédon, ne peut pas avoir lieu.

La racine a une croissance provoquée par la présence d'initiales donnant par leurs cloisonnements des régions déterminées; le cotylédon a, au contraire, une croissance en masse, sans apparences d'initiales donnant des régions spéciales; par conséquent, le cotylédon et la racine n'ont pas même origine, même processus de formation et ne doivent pas être comparés. En outre, la racine montre un cylindre central bien délimité avec endoderme et péricycle nets. Les faisceaux cotylédonaire, foliaires et caulinaire ne présentent pas une telle précision par rapport aux tissus environnants et sont plus difficiles à séparer de ceux-ci. On n'a pas le droit de comparer le faisceau libéro-ligneux de la tige et de la feuille, d'une part, au faisceau libéro-ligneux radiculaire, d'autre part; il n'y a pas entre eux communauté de naissance et, par conséquent, pas d'identité. La rotation est donc une erreur absolue, puisque les vaisseaux superposés du faisceau cotylédonaire ne sont pas les vaisseaux alternes de la radicule occupant seulement, par rapport au liber, une position différente provenant de simples déplacements relatifs.

Quant à la prétendue identité entre les vaisseaux établie par leur identité morphologique, elle n'a pas de valeur.

Les premiers vaisseaux ligneux alternes de la racine comparés à ceux de la tige présentent les mêmes épaississements annelés, spiralés ; les uns et les autres sont souvent disposés en files radiales suivant l'ordre régulièrement croissant de leur diamètre. « Il y a là une similitude apparente, bien faite évidemment pour faire croire à des formations identiques. » Les premiers observateurs les ont regardés comme faisant partie de mêmes formations. Ceci s'explique, par le fait que les premiers vaisseaux sont sous la dépendance des mêmes conditions physiologiques. Mais ils ne sont pas de même âge, puisque leurs différences d'orientations montrent qu'ils appartiennent à des phases plus ou moins anciennes. « D'ailleurs, parmi les vaisseaux ainsi susceptibles d'acquérir des épaississements annelés et spiralés qui sont l'apanage des premiers vaisseaux, il en est qui ont une origine plus récente encore que les précédents. » Souvent on désigne sous le nom de protoxylème des vaisseaux superposés de la tige et de la feuille qui appartiennent même aux formations secondaires. Nous pouvons donc dire que des vaisseaux ayant même ornementation, même constitution et qui semblent en continuité sur des coupes transversales, ne sont pas en réalité identiques depuis la racine jusqu'au cotylédon.

Ainsi M. G. Chauveaud repousse nettement toutes les conclusions ressortant des travaux nombreux antérieurs des botanistes. Pour ce qui concerne spécialement la théorie de la torsion et du dédoublement, non seulement il n'admet ni l'un ni l'autre, mais il n'admet pas non plus l'existence des pôles de différenciation dans la racine, dans la tige et encore bien moins dans les cotylédons, où le cordon cellulaire qui donne le faisceau libéro-ligneux superposé s'organise en masse.

Maintenant que nous avons vu comment M. G. Chauveaud remet entièrement en question la façon dont s'effectue le passage des faisceaux libéro-ligneux de la racine à la tige, nous allons examiner la manière dont il l'a lui-même solutionnée.

§ 3. — Théories des relais successifs.

A. THÉORIE. — L'intérêt tout particulier des travaux de M. G. Chauveaud réside en ce qu'ils portent sur des plantules dans lesquelles on ne trouve que des groupes très restreints de vaisseaux ligneux et libériens formant les faisceaux. Les plantules, de beaucoup plus jeunes que celles étudiées dans les mémoires et les thèses antérieurs, permettent une observation plus facile et partant plus exacte de la façon dont se comportent les vaisseaux dans le développement ontogénique.

De la quantité considérable d'observations qu'il a accumulées, M. G. Chauveaud a dégagé et systématisé, comme nous allons l'exposer, les résultats suivants. Hormis un petit nombre de groupes très particuliers, les plantes vasculaires présentent des dispositions des cellules vasculaires ligneuses et des tubes criblés, calquées sur un type général.

Ce type, général comprend un certain nombre d'arrangements déterminés des éléments du bois et du liber l'un par rapport à l'autre. Ces diverses dispositions montrent un ordre constant d'apparition.

1^o La position primitive par excellence des cellules vasculaires ligneuses relativement aux tubes criblés est celle où les éléments libériens forment une couronne circulaire autour du centre constitué par un certain nombre de cellules vasculaires ligneuses. La disposition centrique se trouve ainsi constituée (fig. 2);

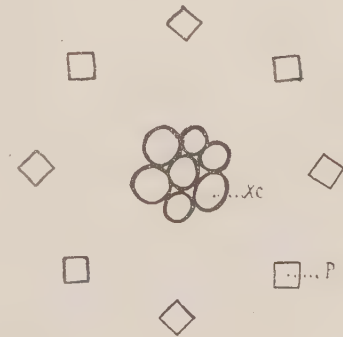


Fig. 2. — Disposition centrique. — xc, cellules vasculaires ligneuses centriques ; p, tubes criblés.

2^o Dans la figure suivante, existe toujours une couronne d'éléments criblés; mais les vaisseaux n'occupent plus le centre de la circonférence. Ils s'en éloignent en groupes

placés symétriquement par rapport à lui, réalisant ainsi la disposition excentrique (fig. 3);

3° Dans un troisième dispositif, les tubes criblés se séparent, laissant les vaisseaux s'intercaler dans une alternance régulière avec eux. Dans ce cas on a une disposition alterne (fig. 4);

4° L'arrangement suivant montre des tubes criblés et des vaisseaux ayant une tendance marquée à se placer sur un même rayon, c'est la disposition intermédiaire (fig. 5);

5° Les tubes criblés et les cellules vasculaires ligneuses se différencient de telle sorte, qu'à un groupe libérien de la couronne primitive correspond sur le même rayon un groupe ligneux; on a alors la disposition superposée (fig. 6);

6° Enfin les cellules vasculaires ligneuses peuvent entourer les groupes libériens réalisant une dernière forme; c'est la disposition périphérique.

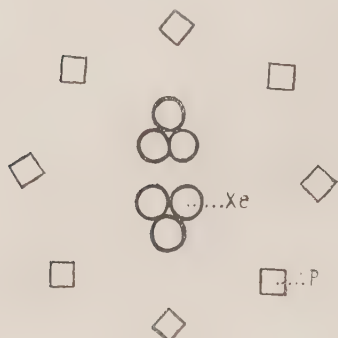


Fig. 3. — Disposition excentrique. — Xe, cellules vasculaires ligneuses excentriques; P, tubes criblés.

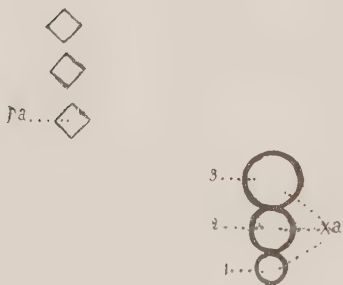


Fig. 4. — Disposition alterne. — Xa, 1, 2, 3, cellules vasculaires ligneuses dans leur ordre de différenciation; Pa, tubes criblés.

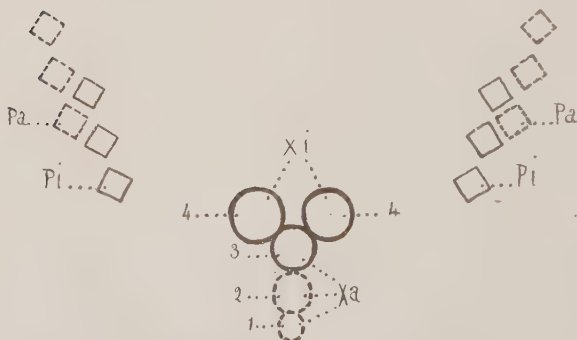


Fig. 5. — Disposition intermédiaire. — Xa, 1, 2, 3, cellules vasculaires ligneuses alternées dans leur ordre de différenciation 1 et 2 en voie de disparition; Xi, 4, cellules vasculaires intermédiaires; Pa, tubes criblés alternés en voie de disparition; Pi, tubes criblés intermédiaires.

Les phases : centrique, excentrique se montrent seulement chez les Cryptogames vasculaires pour se terminer par la phase alterne.

La phase alterne est, au contraire, initiale chez les Phanérogames, qui réalisent ensuite les dispositions : intermédiaire, superposée et, quelquefois, périphérique.

Les dispositions décrites ne sont pas des types différents

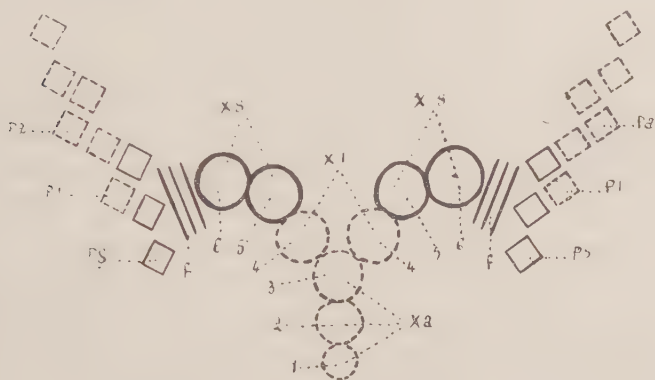


Fig. 6. — Disposition superposée. — *xa*, 1, 2, 3, cellules vasculaires ligneuses alternes dans leur ordre de différenciation en voie de disparition; *xi*, 4, cellules vasculaires intermédiaires en voie de disparition; *xs*, 5, 6, cellules vasculaires superposées; *f*, formations secondaires; *Pa*, tubes criblés alternes en voie de disparition; *Pi*, tubes criblés intermédiaires en voie de disparition; *Ps*, tubes criblés superposés.

de structure; ce sont les phases diverses d'un même développement: elles correspondent aux étapes successives de l'évolution dans le temps.

La disposition alterne a coïncidé probablement avec l'apparition de la racine; elle est, en effet, caractéristique de toutes les racines. Elle est la phase finale du développement de la racine chez un grand nombre de Cryptogames vasculaires. Chez les Phanérogames, au contraire, elle est initiale.

Pendant le second cycle, l'évolution de l'appareil conducteur se poursuit dans un ordre si parfaitement établi qu'il n'y a pas d'exemple que l'ordre de succession soit renversé. Mais ces différentes phases du deuxième cycle se succèdent à un niveau déterminé sur des coupes transversales faites dans des plantules de plus en plus âgées; tandis

que les phases du premier cycle se succèdent à des niveaux différents.

Formations des différentes phases. — 1^o Chez les Cryptogames vasculaires, on voit apparaître d'abord, à un niveau déterminé, une couronne de vaisseaux libériens espacés les uns des autres; puis se différencient ensuite : d'abord un vaisseau ligneux, puis plusieurs autres autour du premier et en contact avec lui, réalisant ainsi la disposition centrique (fig. 2).

A un autre niveau, les vaisseaux libériens et les vaisseaux ligneux, en continuité avec les premiers, se différencient, pour le liber, comme précédemment, pour le bois en deux groupes séparés, mais à tendance centripète, formant la disposition excentrique (fig. 3).

A un dernier niveau, les vaisseaux libériens, toujours en continuité avec ceux du niveau précédent, se différencient en deux arcs séparés. Entre les deux arcs ainsi formés apparaissent des vaisseaux ligneux à progression centripète; dans cette figure, nous reconnaissons la disposition alterne (fig. 4).

2^o Chez les Phanérogames, l'évolution ne s'arrête pas là; aux vaisseaux du bois et du liber, d'abord en alternance comme précédemment, s'ajoutent des deux côtés du dernier vaisseau ligneux franchement centripète, deux nouveaux vaisseaux auxquels d'autres viennent s'adjoindre des deux parts, donnant sur une coupe un Y dont les deux branches tendent à se recourber vers les groupes libériens. La disposition intermédiaire est réalisée, le liber différenciant lui aussi des éléments nouveaux en direction mi-centripète, mitangentielle. à partir du premier apparu vers l'emplacement de différenciation du premier vaisseau (fig. 5).

Puis le processus s'accroît, les branches de l'Y s'allongent, se courbent encore davantage, de telle sorte que les vaisseaux ligneux finissent par se différencier en direction nettement centrifuge et viennent se superposer au liber, qui a continué lui aussi sa différenciation toujours en même direction. La disposition superposée, la plupart du temps définitive chez les Phanérogames, est réalisée (fig. 6).

Enfin, chez un certain nombre de Monocotylédones, le processus est poussé encore plus loin, et les vaisseaux ligneux viennent entourer plus ou moins complètement les îlots libériens formant la disposition périphérique.

Le deuxième cycle peut être souvent plus ou moins incomplet :

1° Par arrêt de l'évolution : les phases suivant celle à laquelle l'évolution s'est arrêtée ne sont alors pas représentées;

2° Par accélération du développement : par un processus contraire au précédent, se produit une accélération qui réduit le second cycle. Les premières phases se trouvent peu ou pas représentées, à tel point même que, dans certaines Monocotylédones, le développement vasculaire commence à la phase périphérique.

La plupart des plantules présentent des exemples d'une accélération de plus en plus considérable lorsqu'on fait des coupes transversales à des niveaux successifs, en s'élevant dans l'axe hypocotylé. Il ne s'y produit donc ni dédoublement des vaisseaux ligneux ni rotation; il n'y a là qu'une apparence causée par la non-formation des premiers vaisseaux et l'apparition hâtive de vaisseaux nouveaux à disposition de plus en plus récente à mesure qu'on s'élève dans l'axe hypocotylé.

La racicule présente la disposition alterne; celle-ci se continue dans la base de la tigelle jusqu'à une hauteur plus ou moins grande. Plus haut, les premiers tubes criblés ne sont plus représentés; il en est de même du premier vaisseau ligneux alterne. Les tubes criblés et les premiers vaisseaux intermédiaires se différencient en même temps.

A un niveau plus élevé, le processus se continue; les vaisseaux alternes cessent de se différencier ainsi que les premiers tubes criblés, pendant que de nouveaux vaisseaux et tubes criblés intermédiaires apparaissent. Enfin, à une hauteur plus grande encore, les vaisseaux et les tubes criblés intermédiaires ne se différencient plus, alors que se montrent les vaisseaux et tubes criblés superposés.

De cette façon, l'on passe de la disposition alterne dans

la radicule à la disposition superposée dans la tige, en remontant dans l'axe hypocotylé, par la disposition intermédiaire.

3^o Accélération par disparition d'éléments : le deuxième cycle peut paraître incomplet, par la disparition d'éléments primitivement représentés dans l'ontogénie de la plantule. Dans ce cas, la différenciation se fait dans l'ordre habituel, mais, arrivés à un certain état de différenciation, les vaisseaux alternes se résorbent dans leur ordre d'apparition ; simultanément les vaisseaux intermédiaires apparaissent (fig. 5). La résorption continue, atteint les vaisseaux intermédiaires pendant que les vaisseaux superposés se différencient (fig. 6).

Les tubes criblés suivent la même marche dans leur résorption ; d'abord les éléments alternes, puis intermédiaires, pendant que de nouveaux tubes criblés de phases plus jeunes se différencient.

Les conséquences de cette résorption sont visibles ; elles sont les mêmes que celles de l'accélération du développement ; elles peuvent d'ailleurs se combiner avec celles-ci, accentuant l'apparence de rotation et de dédoublement attribuée à tort aux faisceaux vasculaires.

Accélération basifuge du développement. — L'accélération, comme nous venons de la voir, est basifuge, c'est-à-dire qu'elle est de plus en plus grande à partir de la racine en s'élevant vers la tige. Les phases primitives se trouvent supprimées successivement, que ce soit par résorption, ou que ce soit par non-différenciation, qui n'est d'ailleurs que le cas limite de la résorption, en s'élevant à des niveaux successifs de la plantule, les vaisseaux ayant fini par cesser de se différencier au cours des âges comme inutiles. Elles se trouvent supprimées à partir de la première, à mesure qu'on s'éloigne de la racine, base de la plante, pour gagner la tige.

B. FAITS. — A l'appui de la théorie que nous venons de présenter, nous exposerons le résumé de quelques notes extraites de l'importante collection de faits d'observation réunis dans

l'Appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (1).

I. *Faits actuels.* — 1^o Cryptogames vasculaires :

Asplenium Klostchii Mettenius (p. 191). — La tige produit la première feuille et la première racine. Les premiers tubes criblés se différencient dans la portion basilaire de cette feuille, où ils se montrent inégalement espacés suivant un cercle assez régulier. Après, se différencie un premier vaisseau suivi de quelques autres situés à l'intérieur du cercle. La disposition dans la première feuille est donc concentrique; dans la première racine, elle est alterne. Elle comprend deux faisceaux vasculaires ligneux et deux faisceaux vasculaires libériens en alternance. De ces deux faisceaux libéro-ligneux un seul est relié à celui de la feuille par l'intermédiaire de la tige; l'autre se rend dans le pied. Les deux dispositions: concentrique et alterne, sont reliées entre elles par des dispositions présentant dans la tige tous les intermédiaires. « Les tubes criblés et les vaisseaux se disposent de telle façon qu'on passe graduellement du type concentrique de la feuille au type alterne de la racine.

« L'autre moitié de l'appareil conducteur de la racine s'unit aux éléments conducteurs du pied, qui ont dans cette partie la disposition concentrique, les tubes criblés étant situés au pourtour d'une région centrale entièrement occupée par des vaisseaux courts et renflés. »

A l'aisselle de la première feuille existe un petit mamelon qui donne la deuxième feuille et la deuxième racine. Cette deuxième plantule a sensiblement la même structure que la première. Une moitié du système libéro-ligneux de la racine est raccordée avec celui de la feuille; l'autre est en continuité avec celui du pied.

A l'aisselle de la deuxième feuille se forme un nouveau mamelon qui donne la troisième feuille et la troisième racine. Puis l'apparition des nouvelles feuilles et des nouvelles racines se fait de plus en plus rapprochée de la précédente à la suivante.

(1) *Annales des Sc. Nat., Bot.*, 9^e série, t. XIII, p. 113 à 436, 1911.

Psilotum triquetrum Swartz (p. 212). — Les coupes faites en remontant à partir de la base de la tige montrent le passage progressif de la structure concentrique à la structure alterne, avec transition ménagée par la disposition excentrique.

Nous voyons, par ces deux exemples, le passage de la disposition centrique à la disposition alterne, non pas à un niveau déterminé, mais sur une suite de coupes faites à des hauteurs successives différentes.

Dans le premier exemple, le passage se fait de haut en bas; dans le deuxième, de bas en haut.

2^o Phanérogames :

Beta vulgaris L. (p. 197). — Des coupes faites dans une plantule d'un centimètre montrent deux faisceaux vasculaires alternes dans la radicule continués dans l'axe hypocotylé et les cotylédons. En passant dans l'axe hypocotylé, ils se réfléchissent, mais restent toujours dans le même plan vertical. « Ainsi, les deux faisceaux vasculaires primitifs ne se divisent pas et ne subissent aucun mouvement de rotation. »

Les deux faisceaux criblés de la radicule passent aussi dans l'hypocotyle jusqu'à une certaine hauteur, où ils se scindent en deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent l'un de l'autre et se réfléchissent, l'un vers le cotylédon de gauche, l'autre vers celui de droite. De sorte que, faisant des coupes dans l'axe hypocotylé et la base des cotylédons, celles-ci montrent un faisceau ligneux alterne accompagné de deux demi-faisceaux criblés.

A cet état il n'y a encore aucun faisceau caulinaire, par conséquent les faisceaux cotylédonaires n'en proviennent pas. Les faisceaux caulinaires apparaîtront plus tard dans l'espace laissé libre par l'écartement des demi-faisceaux criblés.

Suivons le développement dans des plantules de plus en plus âgées. Des vaisseaux se différencient de façon centripète restant alternes; puis des vaisseaux intermédiaires apparaissent à la suite; enfin se montrent les vaisseaux superposés, et les cloisonnements secondaires se forment entre les derniers vaisseaux et les tubes criblés.

Dans une plantule déjà relativement âgée, de nouveaux vaisseaux superposés se différencient; pendant ce temps, les premiers vaisseaux alternes commencent à se résorber. Plus tard il n'en reste plus trace.

La différenciation des éléments conducteurs est de plus en plus tardive en descendant des cotylédons vers la radicule.

« Ainsi, dans notre plantule, les vaisseaux alternes ont disparu à la partie supérieure de l'axe hypocotylé comme dans les cotylédons, et les vaisseaux superposés sont différenciés. Mais, un peu plus bas, les derniers vaisseaux alternes subsistent encore, et les premiers vaisseaux superposés ne sont pas différenciés; plus bas encore, presque tous les vaisseaux alternes subsistent, et il y a seulement quelques vaisseaux intermédiaires en voie de différenciation. Enfin, dans la radicule, il n'y a pas encore de vaisseaux intermédiaires différenciés; la phase primitive est seule représentée. »

Par cet exemple, on voit nettement, à un niveau déterminé ou à des niveaux de plus en plus élevés dans la plantule, la succession des phases : alterne, intermédiaire et superposée. Il montre bien aussi comment le cycle se trouve devenir incomplet par résorption de vaisseaux; enfin il explique clairement comment on a pu croire à l'identité du faisceau alterne de la radicule et du faisceau superposé du cotylédon, à son dédoublement et à sa rotation en passant de la racine aux cotylédons par l'axe hypocotylé. Les phases alterne et intermédiaire étant supprimées dans le cotylédon, alors que plus bas la phase intermédiaire existe et que le passage de l'une à l'autre se fait insensiblement, on peut se faire facilement illusion et croire à la continuité; de même plus bas encore on passe insensiblement au faisceau unique et alterne, et l'on peut croire qu'il y a, en remontant vers le cotylédon : 1^o dédoublement; 2^o rotation.

Mercurialis annua L. — La radicule du *Mercurialis annua* présente d'abord deux faisceaux libériens et deux faisceaux ligneux en alternance.

Les deux faisceaux criblés sont formés d'un nombre très restreint de tubes criblés allant de la radicule vers le sommet des cotylédons. On voit les deux faisceaux libériens

se scinder en deux demi-faisceaux qui s'écartent de plus en plus l'un de l'autre dans l'axe hypocotylé.

Chaque faisceau ligneux radiculaire se continue directement dans l'axe hypocotylé dans le même plan diamétral, depuis la radicule jusque dans les cotylédons; mais, à mesure qu'on s'élève, il semble se rapprocher davantage du centre par rapport aux tubes criblés. Dans l'hypocotyle, les vaisseaux d'un faisceau ligneux sont ordinairement en un groupe ramassé au lieu d'être en file radiale. Dans les cotylédons, à la base, les faisceaux et les tubes criblés sont toujours en alternance. « Il y a donc continuité complète pour le faisceau vasculaire depuis la radicule jusqu'au cotylédon, et l'on ne peut parler ni de dédoublement ni de rotation. Par conséquent, on ne peut davantage parler de passage d'une disposition à une autre, puisque la disposition du faisceau vasculaire est, jusqu'ici, partout alterne. » Pour expliquer la radicule, il suffirait aux partisans de la théorie des phytons « de supposer que les deux groupes criblés de chaque côté se sont réunis en un seul ».

Plus haut, dans le cotylédon, les deux faisceaux libériens se rapprochent l'un de l'autre de plus en plus, à mesure qu'on s'éloigne de la base, de sorte qu'à partir d'un certain niveau ils se fusionnent sur la ligne médiane. « Mais le fusionnement de ces deux groupes criblés en un seul n'est pas du tout comparable au fusionnement qui vient d'être supposé pour expliquer la radicule, car les deux parties du faisceau cotylédonaire correspondent chacune à un faisceau différent de la radicule. »

Les premiers vaisseaux qui se différencient à cette hauteur sont superposés au liber, et leur apparition se fait de façon centrifuge.

En suivant la plantule depuis la radicule jusqu'à l'extrémité du cotylédon, on a donc passé de la disposition alterne à la disposition superposée.

Si maintenant on suit la différenciation cribro-vasculaire : dans l'axe hypocotylé, dans la base des cotylédons et dans les cotylédons, sur des coupes faites à un niveau déterminé dans des plantules de plus en plus âgées, on voit se succéder

dans l'axe hypocotylé et la base du cotylédon les structures : alterne, intermédiaire et superposée, plus rapidement dans la base du cotylédon que dans l'axe hypocotylé. Dans le cotylédon, la superposition apparaît dès le commencement de la différenciation.

Ainsi « par les progrès du développement, on est donc passé de la disposition alterne à la disposition superposée. C'est-à-dire que, sans déplacement dans le cotylédon comme dans l'hypocotyle, le même passage s'effectue de la même manière et correspond non pas à la rotation et au dédoublement des faisceaux vasculaires, mais à la succession des phases différentes du développement qui se produisent toujours dans le même ordre ».

Dans ces faits se trouvent contenu un exemple frappant d'accélération basifuge.

II. *Faits paléontologiques.* — Chez les végétaux primitifs, l'accélération basifuge était nulle. Dans ces plantules, les phases alterne, intermédiaire et superposée, se succédaient régulièrement dans la tige pendant les formations primaires et à toutes les hauteurs. Par exemple, dans *Poroxydon Edwardsii*, étudié par Bertrand et Renault, on distingue nettement, sous les formations secondaires, les vaisseaux primaires apparus en différenciation centripète tout d'abord, suivis par des vaisseaux de position intermédiaire, pour arriver, en fin de compte, au bois secondaire, qui fait suite à la différenciation centripète.

Sphenophyllum plurifoliatum Williamson et Scott (p. 243).

— D'après MM. Williamson et Scott, suit le même processus. On voit, sur toute la longueur de la tige, l'existence des dispositions alterne, intermédiaire, superposée.

Dans un cas comme dans l'autre, il est un fait que non seulement les diverses dispositions successives existaient, mais en outre qu'elles se conservaient pendant toute la durée de la tige.

C. CONCLUSIONS. — Les quelques faits actuels et paléontologiques que nous venons d'exposer prouvent, suivant M. Chauveaud, que :

1° L'appareil conducteur des plantes vasculaires présente dans son évolution ontogénique des phases : centrique, excentrique, alterne, intermédiaire et superposée;

2° La structure secondaire est la continuation de la phase superposée ;

3° Ces diverses dispositions doivent être considérées comme les états successifs d'un même type d'appareil conducteur ;

4° Il n'y a pas identité entre le faisceau superposé du cotylédon et le faisceau alterne de la racicule chez les Phanérogames. Il n'y a par conséquent ni dédoublement ni torsion;

5° Il y a identité entre le faisceau concentrique de la feuille et le faisceau alterne de la racine chez les Fougères;

6° Il y a accélération de l'évolution de la structure du faisceau libéro-ligneux à mesure qu'on s'élève de la racine dans la tige chez les Phanérogames. Cette accélération est donc basifuge.

Ces conclusions, sur lesquelles M. G. Chauveaud base ses objections, remettent en question toutes les théories antérieures et en apportent une nouvelle, basée sur les faits nouveaux non observés jusqu'à lui. Il faut bien constater que, si toutes les objections ne prouvent pas absolument contre ces théories, quelques-unes semblent décisives dans l'état actuel des observations publiées. Elles sont cependant susceptibles, *a priori*, de quelques critiques que nous allons exposer immédiatement, nous réservant d'examiner, après nos observations personnelles, ce que nous pensons devoir en conserver ou rejeter.

§ 4. — Critique de la théorie des relais successifs.

A. EN GÉNÉRAL (p. 433). — « La disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes, non point parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution. » S'il était prouvé par des observations que, là où la phase superposée apparaît sans être précédée par les phases intermédiaire et alterne, ce fait pro-

vient de la non-différenciation des vaisseaux constituant les phases alterne et intermédiaire, il faudrait bien admettre que la disposition superposée de la tige et du cotylédon appartient à une des dernières phases de l'évolution ontogénique du faisceau de la plantule. Or, il se peut parfaitement que la phase superposée, postérieure aux deux autres dans l'ontogénie de la radicule, représente dans la tige identiquement la disposition alterne de la racine. C'est-à-dire que des vaisseaux d'âge identique phylogéniquement et ontogéniquement parlant présentent dans la racine la disposition alterne, dans la tige ou le cotylédon la disposition superposée. M. G. Chauveaud établit un lien nécessaire entre l'âge du vaisseau et l'âge de la disposition dans laquelle il rentre; pour lui, un vaisseau alterne est inévitablement plus âgé qu'un vaisseau superposé. Or, ce lien n'apparaît nullement nécessaire entre l'âge du vaisseau et l'âge de la disposition. Une file vasculaire d'âge défini peut très bien faire partie, dans le cours de sa longueur, de dispositions différentes. Rien ne s'oppose, au moins *a priori*, à ce qu'il en soit ainsi.

Si nous nous plaçons au point de vue phylogénique, il semble certain que la disposition alterne est plus ancienne que la disposition superposée. Elle représente actuellement la phase jeune de l'évolution chez les Phanérogames. Les coupes faites dans les tiges du *Sphenophyllum* et du *Poroxyton* viennent à l'appui de cette affirmation. Elle a précédé la disposition superposée dans la tige et s'est successivement abaissée vers la racine pour finir par s'y localiser presque entièrement. Est-ce à dire que la disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution? Phylogéniquement, il semble qu'on doive répondre par l'affirmation; mais, si nous considérons les choses au point de vue ontogénique, les deux dispositions envisagées ne sont peut-être différentes (devenues telles) que parce qu'elles appartiennent, en effet, l'une à la tige, l'autre à la radicule, bien que la disposition superposée soit l'aboutissant actuel de la disposition alterne primitive. Celle-ci s'est

trouvée peut-être modifiée dans la tige par des nécessités physiologiques, sans qu'il y ait eu pour cela des disparitions de vaisseaux par suppression absolue au cours des périodes géologiques.

S'il n'est pas prouvé que « la disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes non point parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution », il ne semble pas davantage prouvé que, « quand une partie de plante présente l'une de ces dispositions (concentrique, excentrique, alterne, intermédiaire, superposée), on en peut conclure si elle a une origine antérieure ou non à une autre partie de la même plante qui possède une disposition différente » (p. 166).

Cette affirmation dépasse de beaucoup les faits observés. On peut conclure de ceux-ci qu'une partie considérée de la plante présente un système libéro-ligneux plus ou moins évolué, pas davantage.

Chez les Phanérogames, la racine présente la disposition la plus ancienne relativement aux autres parties de la plante; en conclure qu'elle est différenciée avant la tige et les feuilles serait invraisemblable. D'ailleurs, M. G. Chauveaud nous apprend que la disposition alterne s'est trouvée réalisée simultanément aux temps géologiques dans l'évolution ontogénique de la feuille, de la tige et de la racine des Phanérogames. Cette disposition, conservée encore à l'époque actuelle dans la racine, s'est trouvée modifiée dans la feuille puis dans la tige. Il s'ensuit que la feuille a évolué plus vite que la tige et la tige plus vite que la racine. Ceci ne prouvant rien pour l'ancienneté de l'un de ces membres de plante relativement aux autres. De plus, si nous interrogeons l'ontogénie des Cryptogames vasculaires, nous voyons, chez la Fougère par exemple, que la feuille possède une structure vasculaire plus ancienne que la tige et la tige une disposition plus ancienne que la racine. Il faudrait donc conclure l'inverse de ce que nous admettrions chez les Phanérogames. Ceci n'a rien en soi de contradictoire de façon absolue, mais est au moins bien invraisemblable, d'autant plus qu'on

peut croire que les Phanérogames dérivent des Filicinées par l'intermédiaire des Ptéridospermées.

Autre différence de conception du même genre entre les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires. M. G. Chauveaud admet chez ceux-ci l'identité des faisceaux libériens et ligneux dans la feuille ou le pied, la tige ou la racine. Ceci nous semble d'ailleurs exact *a priori*. Il admet par conséquent l'identité, non pas phylogénique, mais ontogénique, des faisceaux dans les dispositions : centrique, excentrique et alterne, qui phylogéniquement sont de plus en plus jeunes. Chez les Phanérogames, il nie l'identité ontogénique du faisceau, en général superposé dans le cotylédon, intermédiaire dans l'axe hypocotyle, alterne dans la radicule, et cela parce qu'on passe de l'un à l'autre sur une coupe faite dans la radicule après une résorption graduelle dans l'ordre d'apparition des vaisseaux accompagnée d'une différenciation simultanée des vaisseaux nouveaux donnant les dispositions plus jeunes. Mais il ne s'ensuit pas nécessairement qu'il en soit ainsi aux niveaux successifs ; on peut fort bien concevoir un changement de disposition dû, à ces niveaux, à une tout autre cause que la résorption ou la non-différenciation des vaisseaux. L'hypothèse faite n'est d'ailleurs pas sans fondement, mais elle dépasse évidemment l'observation. La différence d'opinion de M. G. Chauveaud vis-à-vis des Phanérogames comparées aux Cryptogames vasculaires peut s'expliquer par le fait de l'existence de formations secondaires chez les premières, formations presque toujours nulles chez les Cryptogames vasculaires. Mais le fait de l'existence de formations secondaires n'implique nullement que les formations primaires sont nécessairement disparues. Il ne faut pas voir non plus des formations secondaires partout où l'on trouve des cellules en série. Les séries cellulaires reliant dans la racine un pôle ligneux à un pôle libérien, séries très nettes dans certaines plantes, alors qu'il n'y a encore qu'un ou deux vaisseaux différenciés par pôle libérien ou ligneux, ne doivent pas être considérées comme une structure secondaire. Si des séries semblables existent dans l'axe hypocotylé ou le cotylédon, il en sera de même, l'on ne devra pas

y voir une zone combiale et, par conséquent, des formations secondaires. Bien mieux même, l'existence de formations secondaires dans un faisceau libéro-ligneux n'implique pas non plus qu'il n'y a pas identité au moins partielle entre les vaisseaux de ce faisceau et les vaisseaux d'un faisceau dépourvu de formations secondaires. Si, en effet, le massif parenchymateux, dont l'apparition cause par sa pression la migration du pôle ligneux radiculaire vers l'intérieur du cylindre central dans l'axe hypocotylé et le cotylédon, d'après les partisans de la torsion, existe réellement, il a une origine secondaire, ce qui n'empêche pas le reste du faisceau libéro-ligneux d'avoir une origine primaire incontestable.

Quant au dédoublement, on ne peut pas affirmer non plus absolument qu'il n'existe jamais, dans les cas attribués à la non-différenciation des vaisseaux, pour cette raison que la pression du massif parenchymateux peut suffire à causer une rupture s'il est assez développé.

Il n'est pas certain non plus qu'on doive admettre sans réserve une résorption véritable des premiers vaisseaux ligneux ou libériens. L'affirmation semble encore dépasser légèrement l'observation. On peut expliquer la disparition apparente par une dispersion des fragments vasculaires sur une considérable étendue en longueur, accompagnée d'une compression entre les tissus adjacents telle que les fragments dispersés et écrasés laissent seulement des traces si fugitives qu'ils sont pratiquement invisibles. S'il en est ainsi, la non-formation ne doit peut-être plus être admise, puisqu'elle n'est que le cas limite de disparition. Il reste cependant vrai que la dislocation vasculaire a été dans de nombreux cas une cause d'erreurs dans les observations des partisans de la torsion et du dédoublement.

Enfin, d'après M. G. Chauveaud, le faisceau libéro-ligneux cotylédonaire n'est pas identique au faisceau qui lui fait suite dans la radicule, parce que la racine doit son origine au recloisonnement d'une initiale, tandis que le cotylédon croît par recloisonnement d'un massif cellulaire.

Il est, en effet, vrai que le cotylédon s'accroît par une

division cellulaire en masse, c'est-à-dire par croissance intercalaire. La racine, au contraire, présente une initiale. Mais cette initiale donne un parenchyme cellulaire qui, lui aussi, se recloisonne considérablement, et c'est dans cette masse cellulaire, qui subit aussi une croissance postérieure intercalaire, que se différencient les cordons procambiaux qui donneront le bois et le liber. De même ils se différencient dans les cotylédons aux dépens d'un méristème primitif, et il est absolument impossible de voir une différence entre celui du cotylédon, de l'axe hypocotylé et de la radicule; on passe de celui-là à celle-ci sans qu'on puisse apercevoir le plus léger changement anatomique qui permette de dire où commence le cylindre central de la radicule, où finit le cylindre central de l'axe hypocotylé, et pourtant l'axe hypocotylé a une origine identique à celle des cotylédons et différant entièrement, par conséquent, de celle de la racine.

A l'extrémité de la racine, la distinction en écorce endoderme et cylindre central ne signifie pas grand'chose; on voit des files de cellules divergeant à partir d'un groupe, mais toutes semblables entre elles, et ce n'est que plus haut, là où a lieu la multiplication cellulaire intense, que les régions distinctes se différencient. Il faut donc admettre anatomiquement l'identité du faisceau cotylédonaire et de celui de l'axe hypocotylé au moins, et de celui de la radicule qui lui fait suite.

B. CRITIQUE DE QUELQUES DESCRIPTIONS. — Pour appuyer nos objections, nous allons faire l'analyse critique de deux notes prises dans le travail d'ensemble sur *l'Appareil conducteur des plantes vasculaires*.

1^o **Triglochin palustre** L. (p. 171). — La racine montre deux faisceaux ligneux alternes avec deux faisceaux libériens. Le faisceau vasculaire alterne passe dans le cotylédon. Dans la moitié supérieure seulement du cotylédon, le faisceau devient superposé, et M. G. Chauveaud explique le changement de disposition ainsi : « Les vaisseaux externes, c'est-à-dire ceux qui correspondent aux premiers vaisseaux de la radicule, disparaissent; puis les suivants disparaissent un peu plus haut, de telle façon que, vers l'extrémité du cotylédon,

le faisceau vasculaire de la racine n'est plus représenté que par un seul vaisseau alterne situé profondément, tandis que de nouveaux vaisseaux se différencient de part et d'autre de ce dernier, réalisant finalement la disposition superposée. »

Mais de ce qu'on voit s'enfoncer les vaisseaux vers le centre du cylindre central lorsqu'on s'élève de la radicule dans le cotylédon ; de ce qu'une sorte de vide vasculaire s'élargit entre le péricycle et le vaisseau le plus proche au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la radicule pour se rapprocher de l'extrémité du cotylédon, s'ensuit-il nécessairement qu'il y a eu disparition d'éléments ? Ne peut-on pas reconnaître dans le vaisseau cotylédonaire éloigné du péricycle la continuation du premier vaisseau alterne de la radicule ?

Pour pouvoir affirmer cette cessation de différenciation, il faudrait la prendre sur le fait, car, si l'on suppose le premier vaisseau alterne de la radicule s'enfonçant graduellement dans les tissus à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité du cotylédon, des coupes faites à différentes hauteurs présenteront exactement l'aspect de celles que nous citons ici qui ne prouvent rien, ni pour, ni contre la continuité du premier vaisseau dans la radicule et le cotylédon. Cet exemple laisse dans le doute sur les questions à résoudre.

2^o *Mercurialis annua* L. (p. 215). — L'auteur constate que, dans l'hypocotyle, les vaisseaux qui font suite à ceux de la radicule ne sont pas ordinairement disposés en file radiale, comme cela a lieu plus bas ; mais il ne se demande pas quelle peut être la cause de ce groupement condensé des vaisseaux. Ne serait-il pas dû au tissu parenchymateux signalé par les partisans de la torsion ? N'apparaît-il pas réellement entre le péricycle et le pôle ligneux qu'il repousse, comprimant la file radiale de vaisseaux ligneux qui fait ainsi accordéon ? N'y aurait-il pas là au moins une présomption en faveur de la théorie de la torsion ? Le premier vaisseau ligneux, repoussé vers l'intérieur du cylindre central, ferait pression sur les suivants, qui auraient alors tendance à déborder de part et d'autre du premier vaisseau ligneux.

Il observe ensuite que les vaisseaux apparaissent de plus en plus rapprochés du centre par rapport aux tubes criblés,

et il conclut en disant : « Il y a donc continuité complète pour le faisceau vasculaire depuis la radicule jusqu'au cotylédon, et l'on ne peut parler ni de dédoublement, ni de rotation, par conséquent on ne peut pas davantage parler de passage d'une disposition à une autre, puisque la disposition du faisceau vasculaire est jusqu'à présent alterne. » De ces conclusions on peut retenir une chose, c'est qu'en effet, à un état très jeune de la plantule, il n'y a pas de dédoublement dans le *Mercurialis annua*, mais il ne s'ensuit pas qu'il n'y a pas une torsion plus ou moins accentuée des vaisseaux radiculaires autour du premier ou du groupe des premiers vaisseaux différenciés formant charnière.

Plus haut les tubes criblés se rapprochent de la ligne médiane qu'ils occupent bientôt, de telle sorte qu'à partir de ce niveau la disposition superposée est seule représentée.

A ce même niveau les vaisseaux se différencient de façon centrifuge. Les observations citées ne démontrent nullement que ces vaisseaux ligneux et ces vaisseaux libériens ne sont pas seulement le prolongement des vaisseaux libériens ou ligneux, qui, plus bas, sont en alternance entre eux.

Sur des plantules plus âgées du *Mercurialis annua*, il montre que l'illusion du dédoublement signalée par les auteurs précédents est due seulement à la résorption graduelle des éléments primitifs en longueur à partir des cotylédons en descendant vers la radicule, de telle sorte que cette résorption de plus en plus avancée à des niveaux de plus en plus élevés donne l'apparence d'un dédoublement progressivement accentué, lorsqu'on monte vers les cotylédons. A un niveau déterminé, on passe de même de la disposition alterne à la disposition superposée avec le même dédoublement, qui, dans ce cas, se fait sur place. Voici la conclusion : « Sans déplacement dans le cotylédon comme dans l'hypocotyle, le même passage s'effectue de la même manière et correspond non point à la rotation et au dédoublement des faisceaux vasculaires, mais à la succession des phases différentes du développement. »

Dans la partie supérieure du cotylédon, avant toute ré-

sorption, la disposition superposée apparaît seule sans qu'il y ait trace de phase alterne, et l'auteur l'explique par la « suppression virtuelle » des vaisseaux ; les phases qui correspondent à leur formation sont supprimées par accélération. Là, nous entrons dans le domaine de l'hypothèse ; l'observation ne donne pas cette non-formation des vaisseaux et, si la résorption des premiers vaisseaux est nettement démontrée parce qu'on peut en suivre pas à pas les progrès, il n'en est plus de même pour la disparition virtuelle qui, elle, ne peut être un objet d'observation.

En résumé, les travaux de M. G. Chauveaud apportent la preuve que, dans un très grand nombre de cas, il n'existe certainement aucune espèce de dédoublement.

Mais nous ne croyons pas que ses observations le mettent en droit de nier formellement toute sorte de torsion du faisceau libéro-ligneux, lorsqu'il passe de la racine dans la tige hypocotylée et les cotylédons. Le problème reste en suspens de même, par conséquent, que la question de l'identité totale, partielle ou nulle du faisceau libéro-ligneux dans la racine, la tige et le cotylédon.

§ 5. — Conclusions générales de la critique des deux théories exposées.

La critique des deux théories exposées dans la première partie de ce travail montre qu'elles laissent l'une et l'autre en suspens les questions suivantes :

1^o Y a-t-il identité des premiers vaisseaux foliaire et racinaire, quelle que soit la disposition à laquelle ils appartiennent dans l'un ou l'autre de ces membres de la plante ?

2^o Par conséquent y a-t-il identité entre les faisceaux foliaires et radiculaires, identité totale ou partielle seulement ?

3^o N'y a-t-il jamais de dédoublement des faisceaux passant de la racine dans l'axe hypocotylé et dans le cotylédon ?

4^o Y a-t-il torsion plus ou moins accentuée des faisceaux libéro-ligneux dans le cours de leur passage de la racine à la tige ?

5° Quelle est la nature de la masse parenchymateuse interposée entre le pôle ligneux et le péricycle? Quelle en est l'origine? Provient-elle secondairement du péricycle qui se recloisonne, ou bien fait-elle partie primitivement du faisceau ligneux représentant la partie qui ne s'est pas différenciée en vaisseaux?

Nous essayerons, au cours de notre travail, de résoudre ces questions, et nous verrons même s'il ne s'en présente pas de nouvelles méritant une solution.

§ 6. — Défauts techniques.

Mais, avant toute chose, il serait bon de voir si l'incertitude que nous constatons au sujet de ces questions restées en suspens malgré de nombreuses et remarquables observations ne provient pas des objets mêmes de l'observation, de la méthode technique employée dans leur préparation.

Nous avons déjà vu dans la critique de la théorie du dédoublement et de la rotation faite par M. G. Chauveaud la principale cause des erreurs et des incertitudes de cette théorie; ses partisans ont fait des coupes dans des plantules trop âgées. Une autre cause d'erreur s'ajoute à celle-ci et se trouve être commune, d'ailleurs, aux partisans de la torsion et à M. G. Chauveaud, bien qu'à un moindre degré. Les uns et les autres se sont contentés de faire des coupes aux différents niveaux, à la main, sans continuité véritable. De ce fait il est bien évident que, dans une longueur de 1, 2 ou 3 millimètres, ils ne peuvent faire un nombre suffisant de coupes pour avoir la certitude de ne laisser passer aucun fait important pour la continuité ou la discontinuité dans un vaisseau ligneux ou un vaisseau libérien, si les changements se font sur des longueurs de 4 à 5 μ . Pour avoir cette certitude de ne laisser passer rien, il faudrait être capable de faire à la main des séries en continuité absolue de cinq à six cents coupes sur une longueur de 2 millimètres, chose matériellement impossible.

Or M. G. Chauveaud lui-même n'a fait de coupes qu'à la main; les séries qu'il a ainsi obtenues sont nécessairement

peu continues; entre deux coupes considérées comme successives, des faits importants peuvent avoir lieu qui passent inévitablement inaperçus, étant donnée, surtout pour certains niveaux, la rapidité avec laquelle se produit une variation capitale à quelques μ de distance.

Ces coupes à la main ne rendent guère possible que l'étude de séries de plantes examinées au même niveau à des stades différents de germination; mais il est impossible d'obtenir assez de coupes successives dans la base des cotylédons et l'axe hypocotylé d'une plantule pour avoir la suite absolue des faits dans le parcours du faisceau cotylédonaire, axial et radiculaire. De sorte que M. G. Chauveaud ayant constaté, sur des séries de coupes à un niveau déterminé dans des plantules de plus en plus âgées, que l'on pouvait paralléliser les phases par où passe l'évolution du faisceau libéro-ligneux à ce niveau avec la description des différentes transformations qu'exposent les partisans de la torsion et du dédoublement dans le passage de la radicule au cotylédon, en a conclu que le processus décrit aboutissant au même résultat devait être considéré comme identique à celui suivi par l'ontogénie à un niveau déterminé.

Il n'y a là qu'une hypothèse et non un fait; si les résultats sont semblables, les procédés employés par la nature pour y aboutir ne sont pas nécessairement les mêmes. Il peut n'y avoir là qu'un des nombreux phénomènes de convergence souvent constatés dans les organes des êtres vivants, qui s'adaptent de différentes manières à une fonction semblable sous la pression de circonstances analogues.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES FAITS OBSERVÉS

PREMIÈRE PARTIE : *Technique employée.* — Lorsque nous avons commencé nos recherches, nous nous sommes trouvé arrêté tout aussitôt par la question de la technique à employer. Nous voulions, en effet, avoir la série complète des coupes de nos échantillons pour suivre sans erreur possible les transformations graduelles du système libéro-ligneux dans la racine, les cotylédons. Cette manière de procéder a pour elle l'avantage de fournir la preuve absolue des faits que nous pourrions avancer, puisqu'elle ne laisse rien au hasard de la discontinuité des faits observés. Mais un obstacle se présentait dès l'abord ; les cotylédons, la racine et la tige à l'état extrêmement jeune auquel nous voulions les couper sont tellement bourrés de substances de réserve qu'ils forment un amas granuleux dans lequel il est totalement impossible de reconnaître la conformation anatomique. Il nous fallait de toute nécessité passer les coupes à l'eau de Javel pour les débarrasser de leur contenu cellulaire. Là commencèrent des difficultés qui nous parurent pendant un moment insurmontables. C'est que, comme le dit très bien Brandza dans sa thèse sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères, « l'usage de l'hypochlorite de calcium rend impossible l'emploi des rubans de paraffine lorsqu'ils sont collés sur lame ». D'un autre côté, la méthode combinée des microplynes de M. G. Chauveaud avec celle des inclusions ordinaires ne pouvait pas non plus nous satisfaire ; voulant avoir des séries complètes et en ordre exact, nous aurions été obligé de passer un temps très long pour faire la préparation d'une germination de 1 à 10 millimètres, comprenant des centaines de coupes, et encore à supposer que

nous eussions pu réussir sans accident leur lavage, la plupart étant presque invisibles à l'œil nu, tant elles sont délicates.

Pendant les six premiers mois, nous avons perdu un temps considérable grâce à la méthode de collage des coupes par l'albumine glycérinée enseignée dans tous les manuels de technique de préparations microscopiques en série après inclusion. Ce système de fixage sur les lames ne vaut absolument rien; il est en effet impossible de débarrasser les coupes de leur contenu cellulaire par lavage à l'hypochlorite sans que presque toutes se décollent. Et, si l'on réussit à les conserver en partie, c'est aux dépens de la netteté, parce que le lavage n'a pas pu être poussé assez loin.

Un ami travaillant au laboratoire M. Royole nous enseigna fort à propos une technique beaucoup plus simple, plus expéditive et surtout donnant des sujets d'étude d'une propreté et d'une netteté remarquables.

Ce procédé consiste à coller les rubans de paraffine à l'eau légèrement gélatinée additionnée d'une faible quantité de bichromate de potassium et d'un ou deux cristaux de thymol.

Pour préparer l'eau gélatinée, on laisse se dissoudre à froid des feuilles de gélatine dans de l'eau distillée. Il suffit de deux ou trois feuilles dans un litre d'eau; au bout de deux jours, la dissolution est assez avancée pour qu'on puisse l'utiliser.

On porte les rubans sur la lame; on les range au moyen d'une aiguille, et l'on introduit une goutte d'eau entre la lame et les rubans; ceux-ci s'étalent en partie d'eux-mêmes. On déplisse sur la platine chauffante; l'excès d'eau gélatinée est éliminé en renversant, puis on fait évaporer pendant quelques heures à une chaleur que la pratique seule peut indiquer.

Il faut prendre garde, lorsqu'on étale les coupes sur la platine chauffante, de ne pas dépasser de beaucoup le degré de fusion de la paraffine. Une chaleur trop vive fait littéralement éclater les coupes; elle les pulvérise, les rend totalement inutilisables. Il est nécessaire aussi d'exposer toute la portion de la lame recouverte par les coupes à une cha-

leur bien égale, car il arrive, lorsqu'on ne prend pas cette précaution, que certaines coupes dans une série sont mal dépliées, difficiles ou même impossibles à étudier, alors qu'au contraire d'autres coupes étalées trop violemment sont déchirées et rompent la continuité de la série, détruisant ainsi tout l'avantage de ce mode de préparation.

Lorsque les coupes sont étalées, il faut encore faire attention pendant qu'on fait sécher l'eau où se trouve en dissolution légère la gélatine. Il faut laisser sécher à feu très doux, au-dessous du point de fusion de la paraffine, parce qu'alors les membranes cellulaires du cylindre central semblent se gélifier, s'affaisser sur elles-mêmes et se brouillent à tel point que l'étude en devient très difficile.

En un mot, il faut, dans toutes les opérations, se garder attentivement d'exagérer la chaleur. Mais, d'un autre côté, pour pouvoir laver à l'hypochlorite sans décoller les coupes, il est nécessaire que la gélatine soit absolument sèche. Le mieux serait, après avoir enlevé l'excès d'eau par une évaporation lente au feu, de mettre à sécher pendant plusieurs jours à la température ordinaire. Ce ne sera jamais trop sec.

Puis on traite par le xylol, les alcools, l'eau de Javel, l'eau acétique. Les coupes sont très rarement décollées et en petit nombre.

Enfin on colore. Toutes nos colorations de coupes ont été faites au brun de Bismarck, qui donne des vaisseaux et des tubes criblés très nets.

La coloration faite, les coupes sur les lames sont déshydratées en passant par la série des alcools : 25°, 50°, 70°, 80°, 90°, 95°, par exemple, enfin par le xylol, et on les monte dans le Baume du Canada. Elles sont prêtes pour l'étude.

Pour la germination des graines, voici la façon dont nous avons préparé le matériel destiné à nous les procurer aux divers stades de développement.

Nous nous sommes servi de verres dans lesquels nous avons mis de la sciure de bois jusqu'aux deux tiers environ de la hauteur; sur la sciure imprégnée d'eau nous avons ajouté une couche de coton épaisse d'environ un demi-centimètre après l'avoir pressée, aplatie au moyen d'un pilon

plan, obtenant ainsi une surface bien régulière sur laquelle nous avons fait les semis. De la sorte il est facile de se rendre compte exactement de l'état de germination. En outre, il est facile de débarrasser la radicule des bribes de coton qui peuvent adhérer aux poils absorbants.

Nous avons recouvert les germinations de disques de verre pour éviter l'évaporation trop rapide de l'eau imprégnant la sciure de bois et le coton.

Puis nous avons prélevé des plantules à divers états de germination que nous avons déshydratées par l'alcool et le xylol.

Ensuite nous avons fait les inclusions dans de la paraffine à 45° et 50°. Dans des godets de verre, nous avons fait un mélange de paraffine à 45° et de xylol dans lequel nous avons mis les germinations pendant un jour; nous avons placé ces godets fermés dans l'étuve à une température de 50° et 60° au plus; puis une demi-journée, nous avons laissé évaporer le xylol dans les godets ouverts et toujours à l'étuve, changé le mélange pour de la paraffine pure à 45°, puis après un jour à l'étuve pour de la paraffine à 50°. Enfin nous avons préparé les blocs au moyen des équerres à paraffine, sur des plaques de verre, orientant les plantules dans le sens convenable avec une aiguille; ceci fait, nous avons fait refroidir dans l'eau puis taillé les blocs pour isoler les plantules, et nous avons fait les rubans de paraffine au microtome au $\frac{0^m,001}{300}$.

DEUXIÈME PARTIE: *Faits observés*. — Dans cette partie du second chapitre de notre travail, nous comptons avant tout présenter des faits, écartant toute interprétation de façon à conserver à ces faits leur caractère de vérité observée sans qu'aucune contestation soit possible à leur sujet.

Pour obtenir ce résultat, nous laisserons parler, si nous pouvons nous exprimer de la sorte, les observations que nous avons faites en reproduisant des séries de coupes dessinées à la chambre claire, nous contentant d'accompagner ces dessins de légendes explicatives développées. Dans

ce but nous indiquerons le numéro de la série de l'échantillon coupé et le numéro de la lame correspondant au dessin, de telle façon qu'il soit aussi facile que possible de se reporter aux coupes elles-mêmes si un doute pouvait être émis.

Dans le troisième chapitre, après cette exposition sèche des faits observés, nous donnerons alors les interprétations que nous pensons devoir en tirer.

Nous passerons en revue cinq espèces du genre *Veronica*, que nous avons étudiées plus à fond; puis nous verrons quelques espèces de différentes familles pour comparer les faits dans les unes et les autres.

§ 1. — *Veronica Beccabunga* L.

Nous possédons de cette espèce des séries de coupes à un état très jeune, tant dans le sens transversal que dans le sens longitudinal.

Série n° I. — Coupes transversales dans une graine à peine germée; lame n° 2.

Coupe 1 (fig. 7). — La coupe 1, faite dans la radicule, est dans un état de différenciation très peu avancé; elle ne présente que deux tubes criblés situés chacun à l'une des extrémités d'un diamètre passant par le plan de séparation des deux cotylédons. Le bois ne présente pas encore trace de différenciation.

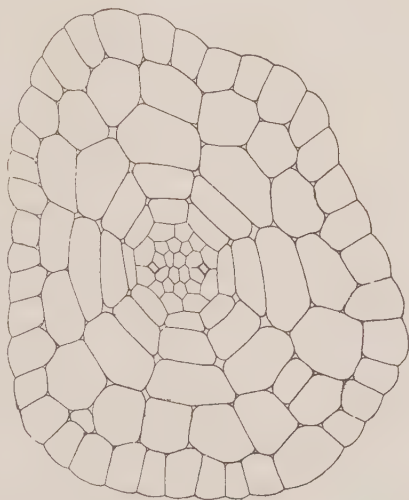


Fig. 7. — *Veronica Beccabunga*. — Coupe transversale de la radicule. — Chaque pôle libérien présente un seul tube criblé différencié (Série n° I).

Coupe 2 (fig. 8). — Dans l'axe hypocotylé, au niveau où commence à apparaître l'indication de la base des cotylédons,

les deux premières cellules vasculaires ligneuses sont différenciées et séparées du péricycle par un recloisonnement de celui-ci. Les deux tubes criblés ne sont plus aux extrémités du diamètre dont nous avons parlé dans la coupe 1, ils sont situés, l'un au-dessus, l'autre au-dessous, à droite et à gauche de la figure. Le premier, que nous suivons sur les coupes du cotylédon supérieur, dans les figures ultérieures, n'est séparé de la cellule vasculaire ligneuse que

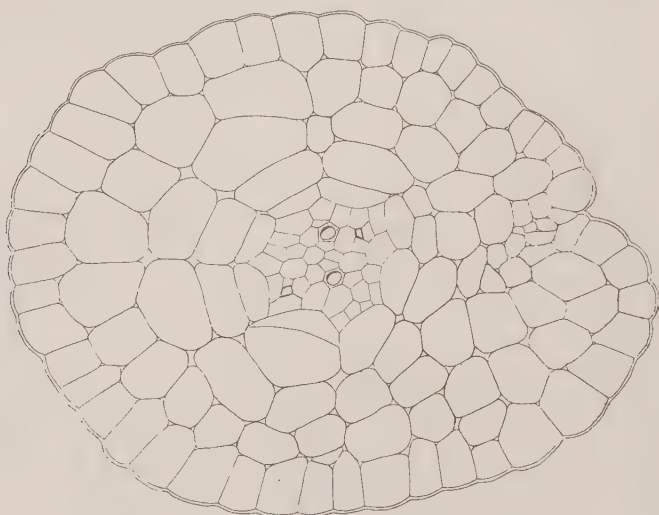


Fig. 8. — *Veronica Beccabunga*. — Coupe transversale dans la partie supérieure de l'axe hypocotylé. Deux cellules vasculaires ligneuses sont différenciées, une à chaque pôle lignaux. Le tube criblé de droite se déplace vers le haut, celui de gauche vers le bas (Série n° I).

par une cellule parenchymateuse dans le faisceau libéro-ligneux auquel appartiennent ces deux éléments.

Coupe 3 (fig. 9). — Cette coupe, faite tout à fait en haut de l'axe hypocotylé et déjà même faisant partie de la base du cotylédon, présente une disposition nettement intermédiaire. On y voit deux cellules vasculaires ligneuses et un tube criblé. La première cellule vasculaire ligneuse, continuation de celle des coupes 2 et 1, se trouve séparée du péricycle seulement par deux petites cellules provenant d'une grande cellule de cette assise qui vient de se diviser par la production d'une cloison tangentielle. A droite de la première cellule vasculaire ligneuse apparaît une deuxième cellule vasculaire

ligneuse qui, plus haut, continuera le vaisseau lorsque la première se terminera.

Le tube criblé est directement accolé au péricycle; il est situé un peu à droite par rapport à la cellule vasculaire ligneuse placée à peu près au centre du bord interne du demi-cylindre central. Il est séparé de la cellule vasculaire ligneuse par trois cellules en série oblique de gauche à droite. Constatons qu'entre la cellule vasculaire ligneuse et le tube criblé il y a eu des cloisonnements. Au lieu d'une cellule parenchymateuse, nous en trouvons plusieurs.

Sur ces premières coupes, la disposition est nettement alterne puis intermédiaire; elle est en outre asymétrique; le liber n'est, en effet, représenté que par le vaisseau libérien de droite.

Coupe 4 (fig. 10). — Elle montre un demi-cylindre central plus grand que dans la coupe précédente et plus étiré transversalement; le massif

cellulaire y est plus considérable. Les cellules se sont cloi-

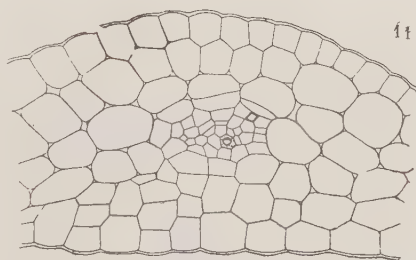
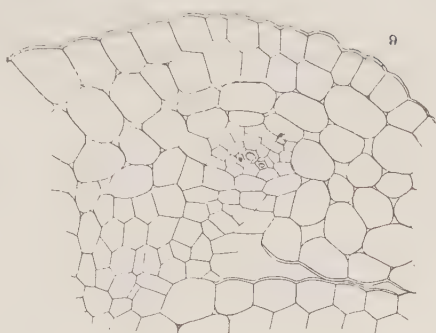


Fig. 9 à 11. — *Veronica Beccabunga*. — Coupes transversales dans le cotylédon supérieur de la figure 8. — Fig. 9 et 10. Au niveau de la séparation des cotylédons. — Fig. 11. Au-dessus de la séparation des cotylédons. — Une deuxième cellule vasculaire ligneuse apparaît à droite et en bas de celle représentée dans la figure 8. Le tube criblé se déplace de plus en plus vers le haut, la cellule vasculaire ligneuse vers le bas, l'un tendant à se superposer à l'autre (Série n° I).

sonnées, divisées, mais de telle sorte qu'il est facile de se rendre compte des différents sens de ce cloisonnement et de voir de quelles cellules mères sont nées les cellules filles.

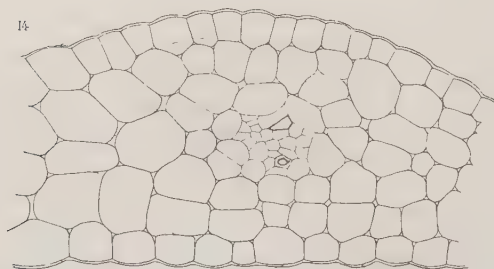
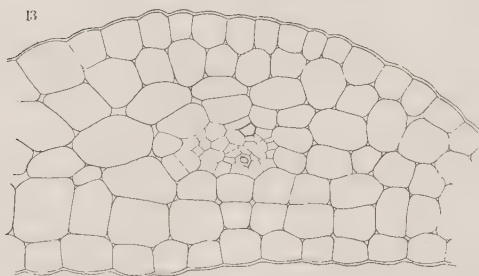
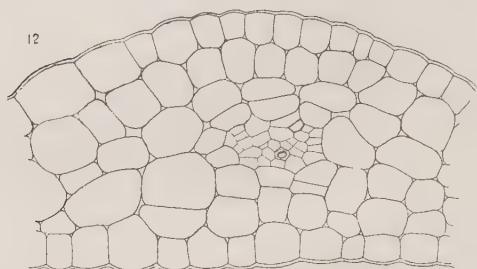


Fig. 12 à 14. — *Veronica Betcabunga*. — Coupes transversales dans le cotylédon supérieur de la figure 8 et à des niveaux de plus en plus élevés, montrant le passage graduel du tube criblé et de la cellule vasculaire ligneuse à la disposition superposée (Série n° I).

Le vaisseau ligneux, dans cette quatrième coupe, est repoussé plus loin vers le bord interne du demi-cylindre central du cotylédon, par l'apparition d'une nouvelle cloison tangentielle dans la cellule adjacente formée par le premier cloisonnement que nous avons indiqué dans la coupe 1.

Le liber est accolé à la même grande cellule que plus haut. Il est séparé du vaisseau ligneux par les mêmes cellules que dans la coupe 3, dont une s'est divisée. Le vaisseau libérien se rapproche un peu, de droite à gauche, du plan radial perpendiculaire au plan de séparation des cotylédons.

Les autres cellules du parenchyme se sont accrues et plus ou moins divisées, mais en laissant voir le même plan général de disposition que dans la coupe 4.

Coupe 5 (fig. 11). — Cette coupe présente peu de changements relativement à la précédente; cependant la cellule vascu-

laire ligneuse continuant la précédente est seule représentée. Les files cellulaires parenchymateuses s'infléchissent davantage, et le tube criblé gagne légèrement vers sa position définitive.

Coupe 6 (fig. 12). — Les files cellulaires continuent leur mouvement; le demi-cylindre central se resserre légèrement dans le sens tangentiel.

Coupe 7 (fig. 13). — La disposition signalée dans les coupes

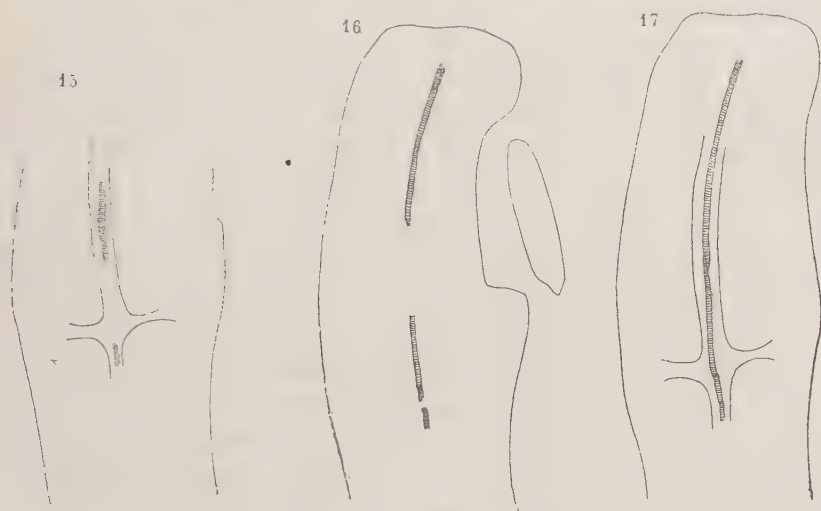


Fig. 15 à 17. — *Veronica Beccabunga*. — Coupes longitudinales suivant un plan parallèle au plan de séparation des cotylédons et passant par le seul vaisseau ligneux différencié. — La figure 17 résultant de la superposition des figures 15 et 16 (Série n° III)

précédentes s'est accentuée; le liber est presque superposé au bois.

Coupe 8 (fig. 14). — La superposition est réalisée dans cette coupe située à un niveau supérieur de quelques dizaines de μ à la précédente, et le cylindre central s'est réduit considérablement dans le sens tangentiel; au contraire il s'est dilaté quelque peu dans le sens radial.

Série n° III. — Coupes longitudinales dans des plans parallèles au plan de contact des cotylédons.

Dans ces deux coupes (fig. 15 et 16), le cylindre central a été coupé presque suivant son axe longitudinal. Le vaisseau ligneux unique s'y trouve compris tout entier; les ce-

lules vasculaires ligneuses dont il est formé se présentent en une file continue depuis l'extrémité du cotylédon jusque dans l'axe hypocotylé.

Nous pouvons constater sur une troisième figure (fig. 17) constituée par la superposition de figures 15 et 16 :

a. Que toutes les cellules vasculaires ligneuses sont comprises presque rigoureusement dans un même plan ;

b. Que ces cellules peuvent avoir des longueurs très différentes ;

c. Que le vaisseau ligneux forme un tout, nettement défini, sans interruption d'aucune sorte.

Série n° IV. — Coupes longitudinales dans un plan perpendiculaire à celui du contact des cotylédons.

Dans cette série de coupes longitudinales non figurées, on voit un vaisseau criblé partant de l'extrémité de la radicule pour aboutir à l'extrémité des cotylédons, et cela dans chacune des deux moitiés du cylindre central successivement.

Par un hasard heureux, les coupes ont été faites un peu obliquement par rapport au plan de séparation des cotylédons et relativement à leur plan transversal, de telle sorte qu'elles progressent, en montrant dans le premier demi-cylindre central des plans atteignant les parties de plus en plus rapprochées de la radicule et que, dans l'axe hypocotylé, l'une d'elles peut passer par la courbure d'un vaisseau libérien. Puis les coupes atteignent le demi-cylindre central du deuxième cotylédon, montrant la répétition de ce qui se passe dans le premier, mais moins nettement.

Cette série de coupes longitudinales permet de voir l'unité du premier vaisseau libérien d'une extrémité à l'autre de la plantule; les articles ou tubes criblés dont il est formé ne présentent entre eux aucune solution de continuité; ils constituent un tout complet, nettement délimité.

Coupe seule figurée dans la série IV (fig. 18). — Elle présente un intérêt tout particulier; elle montre dans l'axe hypocotylé et la base du cotylédon la suite très régulière des cellules constituant le vaisseau criblé à l'endroit où il oblique pour passer du plan de séparation des cotylédons,

où il se trouvait pendant son trajet dans la racine, dans le plan qui leur est perpendiculaire et les coupe chacun en deux moitiés égales.

Un fait à remarquer en outre, c'est le passage de la file cellulaire située du côté interne du vaisseau libérien sous ce vaisseau au moment où il arrive dans le haut de l'axe hypocotylé.

Cette dernière figure vient encore fortifier, confirmer les observations faites plus haut.

A remarquer : dans la première série décrite de coupes dans *Veronica Beccabunga*, nous pouvons constater : 1° que le péricycle et l'endoderme ne possèdent pas nettement les caractères anatomiques exposés dans les traités. Ce n'est qu'à un état déjà avancé du développement de la plantule qu'ils deviennent bien nets.

Le cylindre central se trouve assez bien délimité par les grandes cellules qui le bordent et forment l'endoderme. Le péricycle est constitué par les cellules qui le doublent du côté interne.

2° L'axe hypocotylé présente une dilatation de son cylindre central par rapport à celui de la radicule ; chacune de ses deux moitiés pénétrant dans les cotylédons a une tendance à se contracter dans le sens tangentiel et à s'allonger radialement.



Fig. 18. — *Veronica Beccabunga*. — Coupe longitudinale de la base d'un cotylédon, dans le plan perpendiculaire à celui du contact des deux cotylédons et passant par la courbure du vaisseau libérien, seul différencié. Des files de cellules non différenciées, d'abord parallèles au vaisseau en haut de la figure, passent au-dessous dans le bas du cotylédon (Série n° IV).

§ 2. — *Veronica hederæfolia* L.

Série n° VI. — Lame n° 3. — Coupes transversales. Cette série montre le processus de formation du dédoublement des faisceaux ligneux décrit de façon générale par les botanistes lorsqu'on passe de la racine à la tige.

Coupe 1 (fig. 19). — Dans la radicule : le pôle ligneux est en voie de disparition.

Coupe 2 (fig. 20). — Dans l'axe hypocotylé : le pôle ligneux

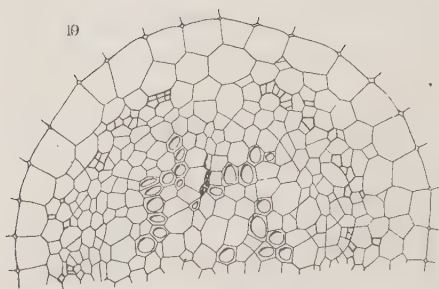


Fig. 19. — *Veronica hederæfolia*. — Coupe transversale dans la radicule. — Au milieu de la figure, le pôle ligneux est en voie de dislocation; la zone cambiale commence à paraître (Série n° VI).

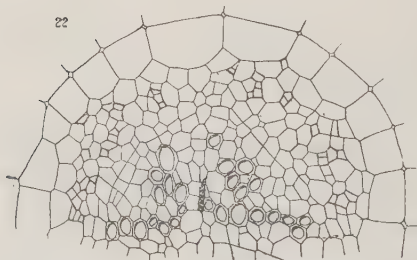
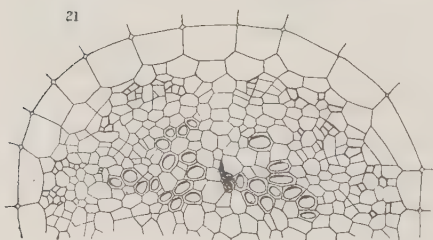
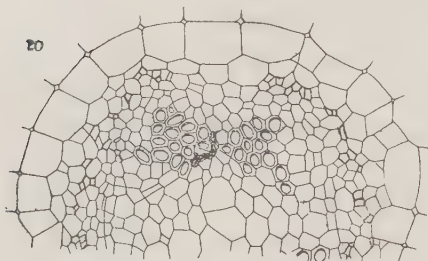


Fig. 20 à 22. — *Veronica hederæfolia*. — Coupes transversales dans l'axe hypocotylé à des niveaux de plus en plus élevés montrant la dislocation du pôle ligneux et l'indication d'une zone cambiale (Série n° VI).

n'est plus qu'une lacune contenant les débris des cellules vasculaires ligneuses. Les files cellulaires partant du pôle ligneux divergent de plus en plus lorsqu'on les prend les unes après les autres, en commençant par les plus inférieures, qui forment un angle très ouvert tourné vers le centre de la radicule, alors que les files, plus haut sur la figure, divergent dans le sens opposé. Des cellules vasculaires ligneuses se sont différenciées aux dépens de presque toutes ces rangées cellulaires. Le massif cellulaire compris entre le pôle ligneux et le péricycle est bien développé.

Lame 4. — Coupe 3 (fig. 21). — Dans l'axe hypocotylé. Cette coupe montre nettement deux faisceaux ligneux avec, entre eux, au milieu et en bas, une lacune de débris vasculaires. Les deux rangées inférieures de cellules vasculaires ligneuses formées aux dépens de la file de cellules placée le plus bas divergent au point qu'elles sont sur

une droite. Les autres cellules vasculaires ligneuses sont des dépendances des files supérieures, dont les plus élevées proviennent du massif parenchymateux en coin. Les deux faisceaux libériens se sont presque rejoints par-dessus le massif en coin.

Coupe 4 (fig. 22). — Dans l'axe hypocotylé, à la séparation des cotylédons. Le pôle ligneux est de plus en plus enfoncé vers la partie inférieure de la figure.

Coupe 5 (fig. 23). — Dans le pétiole du cotylédon; montre une légère tendance des files inférieures à l'incurvation.

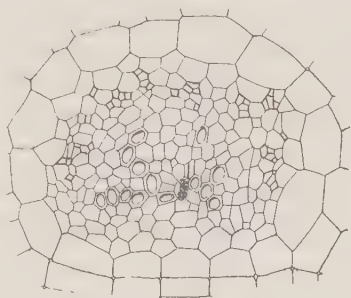


Fig. 23. — *Veronica hederæfolia*. — Coupe transversale dans le pétiole du cotylédon. Le pôle ligneux est en voie de dislocation (Série n° VI).

§ 3. — *Veronica arvensis* L.

Séries de coupes longitudinales.

Série I. — Coupe 1 (fig. 24). — Cette coupe passe exactement dans l'axe du faisceau libéro-ligneux de gauche du cylindre central (les faisceaux droit et gauche étant déterminés d'après leur situation à droite ou à gauche sur la figure).

Nous voyons sur cette coupe un seul vaisseau ligneux partant de l'axe hypocotylé et se rendant presque dans l'extrémité du cotylédon, qui n'est pas figurée dans le dessin. Le vaisseau ligneux, dans l'axe hypocotylé, est appuyé presque immédiatement contre le péricycle. A mesure qu'on se déplace de l'axe hypocotylé vers le cotylédon, on le voit s'enfoncer graduellement dans le parenchyme du demi-cylindre central; dans le cotylédon, il se trouve accolé à son bord interne sans qu'on puisse dire qu'il y a discontinuité dans la file cellulaire dont il est formé. Remarquons aussi que le biseau par lequel se terminent les cellules vasculaires ligneuses est tantôt à droite ou à gauche indifféremment, confirmation de ce qu'on n'a qu'une seule

et unique file cellulaire différenciée en organe vasculaire.

Dans l'axe hypocotylé et la base du cotylédon, il semble qu'il n'y a qu'une cellule vasculaire ligneuse partant du bord externe du cylindre central dans l'axe hypocotylé pour venir s'accoler plus haut sur le bord interne du demi-cylindre central dans la base du cotylédon. Cependant il ne serait pas impossible qu'il y eût une cloison à hauteur du milieu. Quoi qu'il en soit, la continuité est absolue, à tel point qu'il est difficile d'affirmer s'il y a une ou deux cellules vasculaires ligneuses. En tout cas, chacune d'elles effectuerait la moitié du parcours oblique.

Le faisceau droit n'a pas été coupé exactement suivant

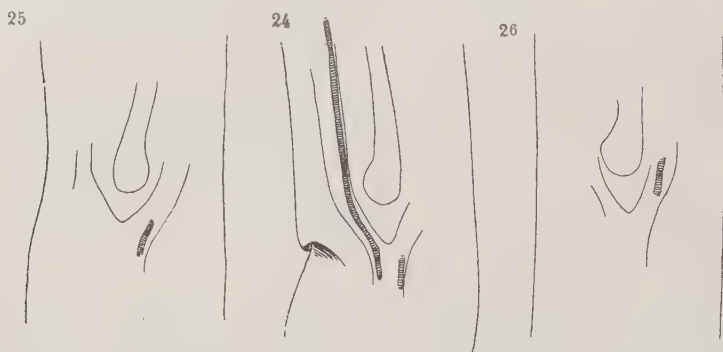


Fig. 24 à 26. — *Veronica arvensis*. — Coupes longitudinales passant par le plan perpendiculaire à celui du contact des cotylédons. Dans chaque cotylédon un seul vaisseau ligneux est différencié. La coupe 24 comprend celui de gauche tout entier (Série n° I).

son axe, de sorte que, sur cette coupe, la partie inférieure de la portion externe du cylindre central est seule représentée dans la figure.

Coupe 2 (fig. 25). — Le faisceau gauche n'est plus représenté que par du parenchyme sans intérêt.

Le faisceau droit montre la continuité du vaisseau ligneux, dont on trouve l'extrémité inférieure dans la coupe 1. Elle comprend la terminaison supérieure de la première cellule vasculaire ligneuse avec un biseau à droite, c'est-à-dire en sens contraire du déplacement apparent du vaisseau ligneux. La deuxième cellule vasculaire ligneuse montre sa partie inférieure, le biseau étant à gauche, adjacent à celui de la précédente cellule.

Coupe 3 (fig. 26). — Elle montre la continuation du vaisseau ligneux droit. La cellule vasculaire ligneuse, qui a son extrémité inférieure dans la coupe 2, se termine brièvement dans cette figure par un biseau à gauche, et une troisième cellule vasculaire ligneuse présente son extrémité inférieure seulement. Cette cellule vasculaire ligneuse est déjà située presque contre le bord interne du demi-cylindre central du cotylédon.

Les trois coupes, en ce qui concerne le vaisseau ligneux du faisceau droit, présentent donc une reproduction de ce qui se passe dans le cotylédon gauche.

Série n° II. — Cette série de coupes longitudinales a été faite dans une plantule plus âgée que celle de la série n° I. Elle montre un groupe de plusieurs vaisseaux ligneux dans chaque faisceau dont les premiers donnent déjà des signes de dégénérescence. Leurs spires sont, en effet, plus ou moins allongées, étirées suivant les endroits considérés par la croissance de la plantule. Cette circonstance offre d'ailleurs l'avantage de permettre de les suivre plus facilement, puisque ainsi ils se distinguent bien les uns des autres. Les premiers différenciés ont leurs spires relâchées, les derniers l'ont serrées.

Nous ne considérons que le faisceau de droite dans son parcours à travers la radicule, l'axe hypocotylé et le cotylédon, les coupes passant plus exactement par son axe que par celui de l'autre faisceau.

Coupe 1 (non figurée). — Le faisceau ligneux radiculaire dans cette coupe ne comprend que deux vaisseaux ligneux dont le plus externe est appuyé presque sur le péri-cycle. Ce premier vaisseau ligneux est étiré longitudinalement, et de ce fait ses spires se trouvent disjointes.

Contre ce premier vaisseau ligneux, un second est accolé en direction centripète. Il ne présente aucune trace d'étiement.

Coupe 2. — Cette coupe étant déchirée, nous passons immédiatement à la suivante.

Coupe 3 (fig. 27). — Dans cette coupe, nous retrouvons le premier vaisseau ligneux étiré. Il montre déjà une ten-

dance à s'éloigner du bord du cylindre central pour gagner la profondeur.

Le vaisseau ligneux 2, en partie recouvert dans l'extrémité inférieure de la portion de faisceau représentée sur cette figure, l'est entièrement dans l'extrémité supérieure.

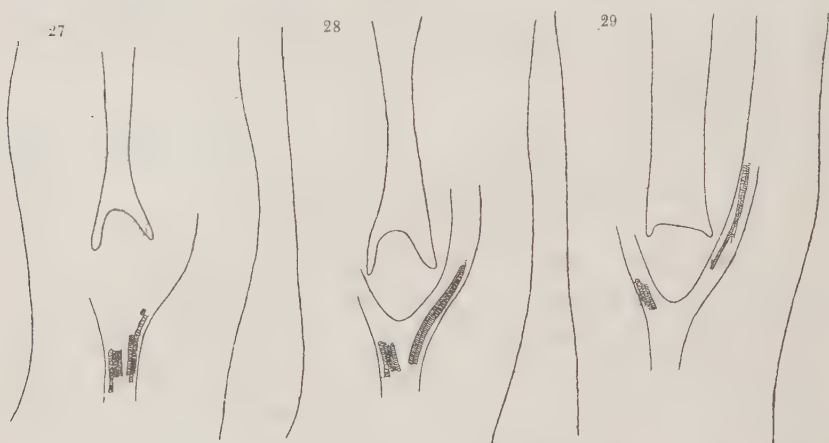


Fig. 27 à 29. — *Veronica arvensis*. — Coupes longitudinales passant par le plan perpendiculaire à celui du contact des cotylédons dans une plantule plus âgée que la précédente. Le faisceau ligneux de droite est seul considéré. Il montre le passage graduel du premier vaisseau différencié sur les suivantes. Il est externe dans la radicule et interne dans le cotylédon (Série n° II).

Le vaisseau ligneux 2 et le vaisseau 3 n'ont pas été coupés exactement suivant leur axe, en sorte qu'ils ont une solution de continuité.

Le vaisseau ligneux 3 est accolé au 2 en direction centripète.

Coupe 4 (fig. 28). — Dans cette coupe, nous nous trouvons dans l'axe hypocotylé : le vaisseau ligneux 1 étiré couvre entièrement le vaisseau ligneux 2 et tend à passer quand on s'élève vers le cotylédon à gauche du 2.

Le vaisseau ligneux 2 tend à passer sur le vaisseau 3, qu'on ne voit plus qu'en partie dans l'extrémité supérieure du faisceau représenté sur la figure.

Coupe 5 (fig. 29). — Dans la portion supérieure de l'axe hypocotylé et dans la base du cotylédon. Le vaisseau ligneux 1 est encore plus étiré que dans les coupes antérieures; il passe franchement sur les deux autres vaisseaux ligneux et vient

s'appliquer presque immédiatement contre le bord interne du demi-cylindre central. Le vaisseau ligneux 2 passe sous le vaisseau 1 et, dans la portion supérieure représentée du faisceau, se trouve appliqué contre le vaisseau ligneux 1, mais en direction centrifuge. Le vaisseau 3 est engagé sous les deux autres dans sa portion supérieure et se termine là.

Remarque. — Non seulement le vaisseau ligneux 1 s'enfonce dans les tissus lorsque l'œil se déplace de la radicule vers l'axe hypocotylé et le cotylédon en passant sur les vaisseaux plus jeunes, mais encore la progression centripète de la différenciation de tous les vaisseaux ligneux du faisceau tend à devenir de plus en plus centrifuge, à partir du pôle ligneux pour les vaisseaux ligneux de plus en plus jeunes.

§ 4. — *Veronica officinalis* L.

Série n° 11. — Coupes transversales.

Coupe 1 (non figurée). — Dans le haut de la radicule. Elle possède deux cellules vasculaires ligneuses et deux tubes criblés en alternance. Les cellules vasculaires ligneuses sont accolées au péricycle. Les files cellulaires parenchymateuses reliant le pôle ligneux au liber sont simples et divergent régulièrement à partir du pôle ligneux. Cependant, dans la moitié inférieure de la figure, apparaissent deux cloisons, situées dans deux cellules placées à peu près au milieu de chacune des deux files adossées au péricycle, entre le pôle ligneux et le liber. Ces deux cloisons sont orientées dans le même sens que les files dans lesquelles elles apparaissent, montrant le commencement du dédoublement de ces files en deux autres parallèles.

Coupe 2 (fig. 30). — Cette coupe est faite dans la base de l'axe hypocotylé. Elle ne présente que deux cellules vasculaires ligneuses et deux tubes criblés en alternance.

La cellule vasculaire ligneuse est séparée du péricycle par deux cellules.

Coupe 3 (fig. 31). — Le faisceau libéro-ligneux supérieur, seul représenté sur les figures suivantes, ne présente pas de diffé-

rences essentielles avec la première figure. L'autre faisceau présente une cellule vasculaire ligneuse et deux tubes criblés ;

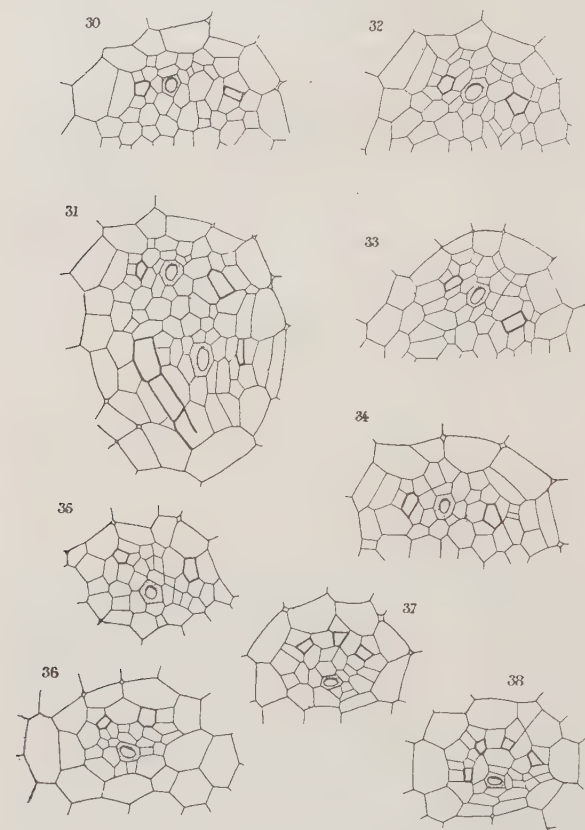


Fig. 30 à 38. — *Veronica officinalis*. — Coupes transversales à des niveaux de plus en plus élevés dans l'axe hypocotylé (fig. 30 à 33) ; dans le cotylédon (fig. 34 à 38) ; montrant le passage de la disposition alterne à la disposition superposée (fig. 30 à 36) et l'ordre d'apparition des tubes criblés en commençant par les éléments superposés, les autres se différenciant ensuite à droite et à gauche des deux premiers (fig. 37 et 38) (Série n° II).

mais la coupe, perpendiculaire au faisceau supérieur, est un peu oblique par rapport à celui-ci. L'obliquité est, de plus, accentuée par la position du liber, qui apparaît ici couché. Ce défaut dans la direction de la coupe a l'avantage d'exagérer la manière dont se comportent les tubes criblés dans cette région de la plantule ; la portion visible du vaisseau libérien est, en effet, complètement alterne par sa partie inférieure et intermédiaire par

sa partie supérieure. Le tube criblé médian est intermédiaire par sa portion inférieure et presque superposé par sa portion supérieure. La file constituant le vaisseau libérien passe au cours de sa longueur de la disposition alterne à la disposition superposée, chaque tube criblé concourant pour sa part au changement de disposition. En outre, il est une remarque très impor-

tante à faire. Si le liber est coupé presque longitudinalement, il n'en est pas de même de la cellule vasculaire ligneuse occupant le centre du faisceau libéro-ligneux; elle est occupée cependant obliquement mais très peu. Il en résulte qu'il y a, à ce niveau déterminé, une différence nettement marquée entre la direction longitudinale des files cellulaires du même faisceau libéro-ligneux. Le liber est dirigé très obliquement, passant rapidement de la disposition alterne à la disposition superposée, alors que le bois conserve une direction presque verticale.

L'autre tube criblé présente à un moindre degré, mais cependant nettement, une obliquité marquée que n'ont pas les autres cellules parenchymateuses entourant immédiatement la cellule vasculaire ligneuse; l'obliquité des files s'accroît du centre du faisceau libéro-ligneux, déterminé par la présence du pôle ligneux, vers les deux pôles libériens.

Coupe 4 (fig. 32). — Les deux tubes criblés sont un peu plus rapprochés de la disposition intermédiaire que dans les coupes précédentes.

Coupes 5 et 6 (fig. 33 et 34). — Dans ces coupes, la disposition intermédiaire s'accroît.

Coupe 7 (fig. 35). — La cellule vasculaire ligneuse, dans cette coupe, est séparée de la bordure du cylindre central par deux cellules, et les tubes criblés se rapprochent visiblement de la disposition superposée. Le demi-cylindre central a une tendance à se réduire.

Coupe 8 (fig. 36). — La disposition superposée est presque réalisée. Le demi-cylindre central est de plus en plus réduit.

Coupe 9 (fig. 37). — Les deux premiers tubes criblés sont en superposition avec le bois, et un troisième apparaît à droite et extérieurement par rapport aux deux autres. Ceci est un fait intéressant à constater. Les deux premiers tubes criblés différenciés sont sans contestation possible, à ce niveau, les tubes criblés en superposition avec la première cellule vasculaire ligneuse. On les suit avec une netteté parfaite sur les coupes faites plus bas où ils se trouvent

en position intermédiaire et, plus bas encore, en position alterne avec la cellule vasculaire ligneuse. D'ailleurs, sur la figure 36 qui précède, ils ne sont séparés que par une cellule parenchymateuse; par conséquent il est matériellement impossible qu'on fasse une erreur, puisque sur la figure 37 ils gardent la même position relativement à cette cellule qui ne donne naissance, de toute évidence, à aucun tube criblé.

Coupe 10 (fig. 38). — Dans cette coupe nous retrouvons la disposition précédente; mais en outre un nouveau tube criblé se différencie sur le côté gauche symétrique de celui que nous voyons apparaître sur la coupe 9 (fig. 37). Là encore aucun doute n'est permis; ce tube criblé se forme bien en dehors des deux tubes criblés superposés.

L'on passe ainsi, pour les tubes criblés, de la disposition superposée à une disposition alterne à peine atténuée soit au niveau de la coupe 10 (fig. 38), soit, de bas en haut, en s'élevant du niveau de la coupe 8 (fig. 36) à la hauteur des coupes 9 (fig. 37) et 10 (fig. 38).

§ 5. — *Veronica incisa* Ait.

Coupe transversale dans le cotylédon (fig. 39).

Dans cette coupe, le demi-cylindre central est extrêmement peu différencié. On n'y trouve aucune cellule vasculaire ligneuse, aucun tube criblé. Les files cellulaires, très courtes, divergent à partir d'une cellule située au milieu du faisceau et proche de la limite inférieure du demi-cylindre central.

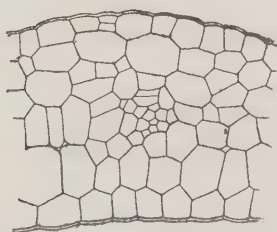


Fig. 39. — *Veronica incisa*. — Coupe transversale dans le cotylédon montrant une cloison à peine différenciée dans le péri-cycle en face de l'emplacement du futur pôle ligneux (Série n° 1).

La cellule péri-cyclique placée au-dessus du futur pôle ligneux, à en juger par la position qu'il occupe habituellement et la conformation du faisceau représenté, montre deux cloisons transversales en voie de constitution. La plus externe est extrêmement ténue et vient manifestement d'apparaître.

Ces faits, que nous venons de passer en revue chez quelques Véroniques, nous les avons observés chez nombre d'autres espèces : *V. acinifolia*, *V. serpyllifolia*, *V. ponaë*, *V. pinnata*, *V. Chamædris*, *V. persica*, *V. orchidæa*, *V. Teucrium*, *V. Buxbaunii*, *V. spicata*, *V. urticæfolia*.

§ 6. — *Urtica pilulifera* L.

Série de coupes transversales.

Série n° III. —

Lame 3. — En commençant par la dernière et en remontant.

Coupe 1 (fig. 40). — Cette coupe faite dans le haut de la racicule présente deux pôles ligneux formés d'un petit nombre de cellules vasculaires ligneuses. Celui dont nous nous occupons n'en a que deux ; les tubes criblés sont au contraire relativement nombreux. Le parenchyme du cylindre central a ses cellules rangées dans un ordre remarquablement régulier quoique certaines files soient plus ou moins dédoublées. Ces rangées de cellules vont nettement du pôle ligneux

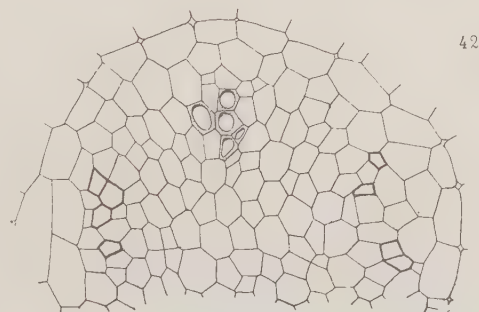
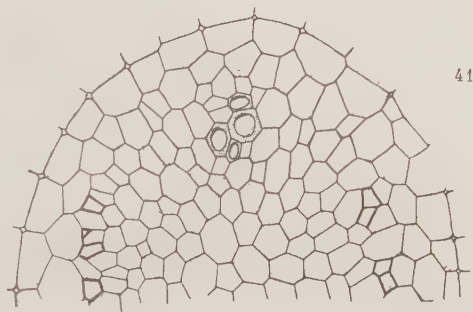
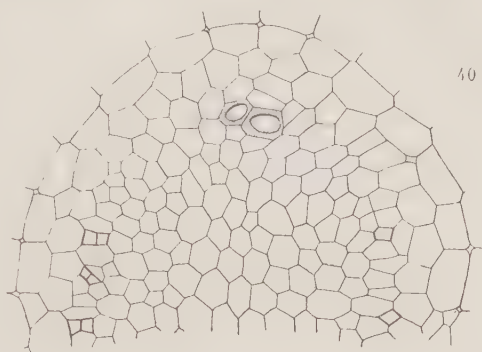


Fig. 40 à 42. — *Urtica pilulifera*. — Coupes transversales dans la racicule et l'axe hypocotylé, montrant le relèvement progressif du liber et des files parenchymateuses qui le joignent au bois (Série n° III).

Ces rangées de cellules vont nettement du pôle ligneux

au liber, formant un angle peu ouvert dont le sommet est occupé par le groupe ligneux. Les cellules vasculaires ligneuses sont séparées du péricycle par l'épaisseur d'une et deux cellules.

Coupe 2 (fig. 41). — La coupe présente un groupe de quatre cellules vasculaires ligneuses, dont la plus externe s'est formée après celles du milieu du groupe et ne se trouve ainsi séparée du péricycle que par une cellule. Les deux groupes libériens ne sont pas encore dédoublés nettement, mais ils sont plus étendus que dans la coupe précédente. Les files de cellules qui les joignent au pôle ligneux forment déjà cependant un angle plus ouvert que dans la coupe 1.

Coupe 3 (fig. 42). — Dans cette coupe, faite dans la base de l'axe hypocotylé, le nombre des cellules vasculaires ligneuses séparées du péricycle par une cellule s'est encore accru et comprend cinq cellules vasculaires ligneuses. Les deux groupes libériens sont complètement dédoublés, et l'angle formé par les cellules qui relient le liber au bois est plus ouvert que dans la coupe précédente. Le liber situé à l'extrémité des files cellulaires est toujours placé de la même façon et remonte de chaque côté du bois suivant le péricycle.

Coupe 4 (fig. 43). — Cette coupe, située au milieu environ de l'axe hypocotylé, ne possède plus que trois cellules vasculaires ligneuses, placées en file suivant le diamètre passant par le pôle ligneux. Le pôle ligneux n'est encore séparé du péricycle que par une cellule. Le liber suivant les branches de l'angle décrit dans les coupes précédentes est maintenant presque à la hauteur du bois de chaque côté. Les files de cellules qui le relient au pôle ligneux sont à peu près placées suivant des droites parallèles entre elles et perpendiculaires au diamètre passant par les deux pôles ligneux. Le demi-cylindre central s'aplatit radialement et se dilate transversalement.

Coupe 5 (fig. 44). — Cette coupe est faite, à la base du cotylédon, à l'endroit où il se sépare de l'autre. Le groupe ligneux en file de trois cellules vasculaires - ligneuses s'est incliné, la première cellule vasculaire étant à gauche et la troisième à droite. Le liber est à la hauteur du pôle ligneux,

et les files cellulaires qui le joignent de chaque côté au bois sont en ligne droite dans le prolongement l'une de l'autre. Le pôle ligneux est séparé du péricycle par l'épaisseur de deux rangées de cellules, des cloisonnements étant apparus en face.

Coupe 6 (fig. 45). — Dans la base du cotylédon. Dans cette coupe, le pôle ligneux est séparé du péricycle par l'épaisseur de deux et trois rangées de cellules. En même temps que le liber remonte de chaque côté du groupe ligneux, les extrémités libériennes des files cellulaires de jonction se relèvent. Enfin le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente.

Coupe 7 (fig. 46). — Plus haut dans le cotylédon. Dans cette coupe, le nombre des rangées cellulaires séparant le bois du péricycle est de quatre. Les files de cellules



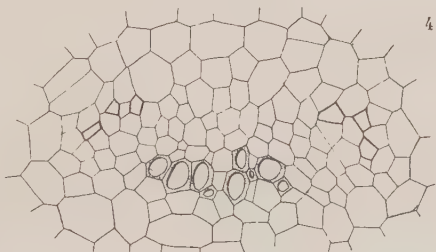
43



44



45



46

Fig. 43 à 46. — *Urtica pilulifera*. — Coupes transversales dans l'axe hypocotylé (fig. 43) et à des niveaux de plus en plus élevés dans le cotylédon. Cette fin de série montre l'acheminement du liber vers la disposition superposée, le relèvement des files de jonction du bois au liber et la constitution du massif cellulaire extrapolaire (Série n° III).

reliant le pôle ligneux aux deux groupes libériens ont leurs extrémités complètement relevées. Le liber tend de plus en plus à la superposition avec le bois, dont le nombre de cellules vasculaires s'est considérablement accru.

Urtica dioica, décrite par M. G. Chauveaud.

La famille des Urticacées a déjà été étudiée par Gérard (1), par A. Gravis (2). Mais ces deux auteurs ayant fait leurs recherches dans des plantules trop âgées n'ont pas vu comment se comportent les éléments primaires à leur passage de la racine dans la tige; M. G. Chauveaud, au contraire, a pris des plantules jeunes, dans lesquelles les premières cellules vasculaires ligneuses ne sont pas disloquées (3).

En prenant les germinations à un âge où les cotylédons ne sont pas encore épanouis, on voit dans la racine deux faisceaux ligneux alternes avec deux faisceaux libériens. Ces quatre faisceaux se continuent dans l'axe hypocotylé et les cotylédons, chacun des deux faisceaux libériens s'étant dédoublé dans l'axe hypocotylé et envoyant une de ses moitiés de chaque côté du faisceau ligneux dans le cotylédon. « A ce stade, chaque faisceau vasculaire se compose de deux vaisseaux ligneux; mais dans l'hypocotyle ces vaisseaux disposés en file radiale sont les premiers vaisseaux alternes, alors que dans la base du cotylédon les vaisseaux correspondent aux derniers vaisseaux alternes seulement, les premiers n'étant pas représentés par suite de l'accélération basifuge. »

Le développement se poursuit; les deux faisceaux vasculaires se rejoignent au centre de l'axe hypocotylé, formant une bande vasculaire diamétrale.

« Les cellules qui séparent l'un de l'autre les deux demi-faisceaux criblés de chaque côté donnent naissance à des tubes

(1) Recherches sur le passage de la racine à la tige (*Bot., Ann. Sc. Nat.*, 5^e série, t. XI, 1880-1881, p. 394).

(2) A. GRAVIS, Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioica*; Bruxelles, 1885.

(3) L'appareil conducteur des plantes vasculaires (*Bot., Ann. Sc. Nat.*, 9^e série, t. XIII, 1911, p. 296, fig. 119 et 120).

criblés qui forment avec les nouveaux vaisseaux des groupes superposés. »

Ainsi, pour M. G. Chauveaud, les cellules vasculaires ligneuses qu'il trouve dans le faisceau de la base du cotylédon ne représentent pas la continuation des files comprenant les premières cellules vasculaires ligneuses de la radicule. Or, si nous examinons les figures présentées par M. G. Chauveaud, nous pouvons voir que, dans celles faites dans l'axe hypocotylé, la première cellule vasculaire ligneuse est accolée contre le péricycle. Si nous observons les coupes passant dans la base des cotylédons, nous voyons nettement que le péricycle a donné des cellules filles. Dans la première figure, trois de ces cellules péricycliques se sont divisées; les deux latérales ont donné chacune deux cellules dans le sens radial; celle du milieu n'en a donné qu'une, qui s'est divisée par une cloison radiale donnant deux cellules perpendiculairement aux premières. Quant à la cellule péricyclique proprement dite, elle a cru considérablement, laissant prévoir une nouvelle division en sens tangentiel.

Dans l'autre coupe passant par le cotylédon plus âgé, le péricycle là aussi s'est divisé; deux cellules au moins montrent nettement encore leur recloisonnement en file radiale; l'une de ces deux cellules filles est recloisonnée elle-même, tandis que l'autre plus grande semble sur le point de se recloisonner aussi.

En outre, dans la figure 120, on peut se rendre bien compte du tassement des cellules vasculaires dans la base du cotylédon, pressées qu'elles sont par le petit massif des cellules extrapolaires. Enfin, dans la même figure, les files cellulaires allant du pôle ligneux vers le liber forment un V renversé à ouverture externe.

Nous pouvons voir que tout se passe dans *Urtica dioica* comme dans *Urtica pilulifera*, que nous avons décrite, et dans les différentes espèces de Véroniques observées.

§ 7. — *Lamium amplexicaule* L.

Série n° IV. — Coupes transversales.

Lame 3. Coupe 1 (fig. 47). — On voit sur cette coupe, faite dans la base de l'hypocotyle, à l'endroit où les

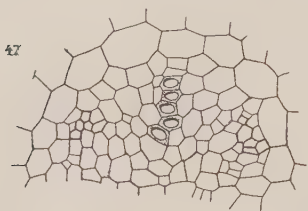


Fig. 47 et 48. — *Lamium amplexicaule*. — Coupes transversales dans l'axe hypocotylé de bas en haut, montrant l'indication d'un tassement léger du faisceau ligneux accompagné d'un déplacement presque insensible du libérien vers le haut (Série n° IV).

deux groupes libériens se sont dédoublés, une file de cellules vasculaires ligneuses rangées suivant le diamètre passant par les deux pôles ligneux, et au nombre de cinq. A l'extrémité interne de cette file vasculaire ligneuse, les files cellulaires de parenchyme non différencié divergent vers chacun des deux faisceaux libériens. Les autres rangées cellulaires comprises entre le péri-cycle, le bois et les files dont nous venons de parler sont peu reconnaissables, étant presque isodiamétriques. Le pôle ligneux est séparé du péri-cycle par une cellule.

Coupe 2 (fig. 48). — Dans l'axe hypocotylé plus haut que 1. Les deux groupes libériens sont quelque peu remontés de chaque côté du bois, qui semble se tasser légèrement; une cellule sépare le pôle ligneux du péri-cycle; les files cellulaires ne sont, pour ainsi dire, pas sensiblement déplacées. Le nombre des cellules augmente vers les deux groupes libériens.

Coupe 3 (fig. 49). — Dans le haut de l'axe hypocotylé. Les deux groupes libériens restent à peu de chose près en place, les files cellulaires tendent nettement vers une orientation perpendiculaire au diamètre joignant les deux pôles ligneux, en même temps que l'ensemble s'aplatit dans le sens de ce diamètre.

Coupe 4 (fig. 50). — Dans cette coupe intéressant la base du cotylédon. Le tassement des cellules vasculaires ligneuses

est très apparent; le liber est remonté de chaque côté du bois et se trouve à sa hauteur. Les files cellulaires sont alors complètement perpendiculaires au diamètre joignant les deux pôles ligneux. Celui dont nous nous occupons n'est éloigné du péricycle que de la distance d'une cellule.

Coupe 5 (fig. 51). — Présente seulement une accentuation de la coupe 4.

Coupe 6 (fig. 52). — Montre l'apparition de cloisons secon-

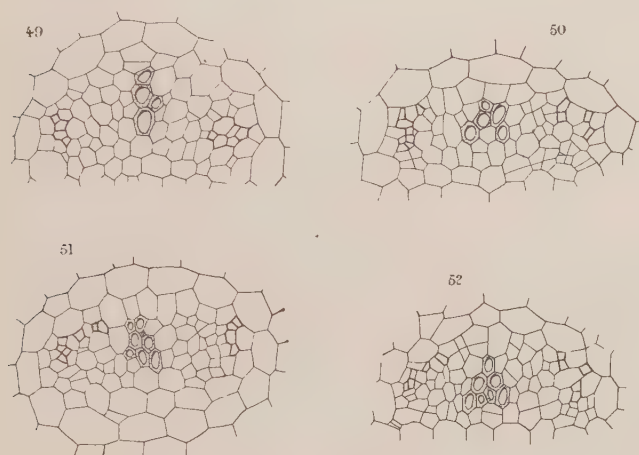


Fig. 49 à 52. — *Lamium amplexicaule*. — Coupes transversales à des niveaux de plus en plus élevés dans la partie supérieure de l'axe hypocotylé (fig. 49) et le cotylédon (fig. 50 à 52) ne montrant nulle part l'existence du parenchyme extrapolaire. La figure 52 présente une indication de zone cambiale (Série n° IV).

dares et la formation d'une zone cambiale entre le bois et le liber, en même temps que le pôle ligneux se trouve séparé du péricycle par plusieurs cellules.

Lamium album L. (1). — « C'est un bon exemple pour constater la succession des différentes phases du second cycle dans les cotylédons. »

Le *Lamium album*, en effet, est un excellent exemple de la persistance dans les cotylédons de la structure de la racine. Le *Lamium amplexicaule* que nous avons étudié reproduit d'ailleurs trait pour trait ce qui se passe dans cette espèce.

(1) G. CHAUVEAUD : L'appareil conducteur des plantes vasculaires, p. 388.

Ici le péricycle ne présente que de très rares cloisonnements contre le pôle ligneux, lorsqu'on s'élève de la racicule dans l'axe hypocotylé et les cotylédons. Le massif cellulaire que nous avons rencontré plus ou moins développé jusqu'ici entre le pôle ligneux et le péricycle est très rudimentaire. Le pôle ligneux n'a de ce fait aucune raison de s'enfoncer dans les tissus. Il occupe dans la base du cotylédon la même place qu'il occupe dans la racine contre le péricycle. Les files cellulaires rayonnant du pôle ligneux vers le liber ne sont relevées que par le dédoublement des files dans leur portion voisine du liber, donnant ainsi de nouvelles files parallèles aux premières et qui font pression sur celles-ci vers leur extrémité libérienne, de haut en bas sur les figures.

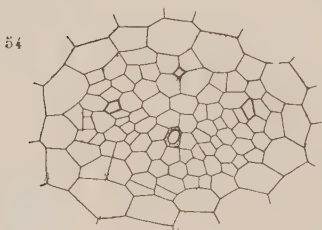
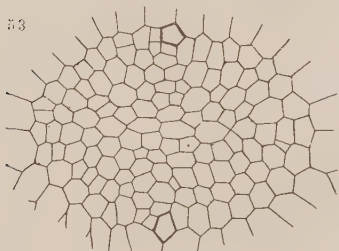


Fig. 53 et 54. — *Carum Carvi*. — Coupes transversales dans la radicule (fig. 53), montrant les séries ordonnées de cellules qui joignent le pôle libérien au futur pôle ligneux non différencié et (fig. 54) montrant la constitution du massif extrapolaire et l'acheminement du liber vers la disposition superposée (Série n° II).

Les files de cellules vasculaires ligneuses de la racine passent dans l'axe hypocotylé et les cotylédons sans discontinuité. Les faisceaux cotylédonaire et radiculaire sont identiques.

§ 8. — *Carum Carvi* L.

Coupes transversales dans la radicule et le cotylédon.

Coupe 1 (fig. 53). — Dans la radicule. Cette coupe montre deux tubes criblés différenciés; les formations ligneuses ne sont pas encore apparues. Les files cellulaires divergent régulièrement à partir des deux tubes criblés vers l'emplacement des deux futurs pôles ligneux. A re-

marquer quelques cloisons dirigées dans le même sens que les files cellulaires.

Coupe 2 (fig. 54). — Dans le cotylédon. Dans cette coupe, une

cellule vasculaire ligneuse et deux tubes criblés sont différenciés. La cellule vasculaire ligneuse est située au milieu du demi-cylindre central; les deux tubes criblés sont placés de part et d'autre de la cellule vasculaire ligneuse, mais au-dessus dans

la figure. Il y a donc une alternance très nette des éléments vasculaires. Les files cellulaires divergent encore bien régulièrement à partir du pôle ligneux, mais dans le sens inverse de celui de la racine. Le V ainsi formé avait son ouverture dirigée vers l'axe de la plantule dans la radicule, alors qu'il est dans le cotylédon dirigé en sens contraire.

En outre, si nous considérons les cellules

formant le demi-cylindre central, nous remarquons qu'elles peuvent être réparties en deux groupes bien distincts, en considérant leur grandeur. Les unes sur la partie inférieure de la figure, limitées par les deux files reliant la cellule vasculaire ligneuse aux deux tubes criblés, sont plus petites, et en rangs serrés ressemblent quelque peu à du tissu palis-

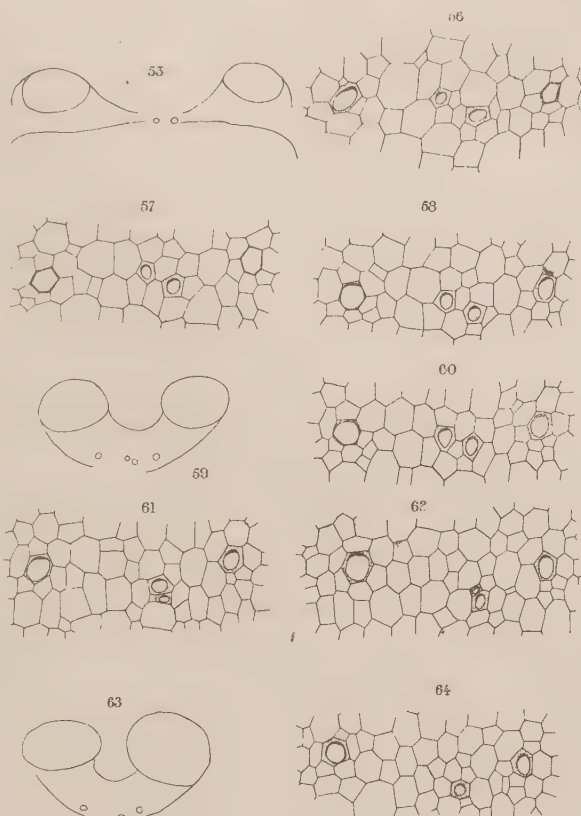


Fig. 55 à 64. — *Helianthus annuus*. — Coupes transversales du faisceau ligneux et des files conjonctives dans l'axe hypocotylé et le cotylédon à des niveaux de plus en plus élevés. — Fig. 55-61-63. Coupes schématiques d'ensemble des faisceaux libéro-ligneux correspondant à la coupe réelle figurée à côté (Série n° XII).

sadique; les autres, dans la partie supérieure au-dessus des deux files envisagées plus haut, sont plus grandes et moins serrées, provenant visiblement du cloisonnement

du péricule. Un canal sécréteur s'y trouve inclus.

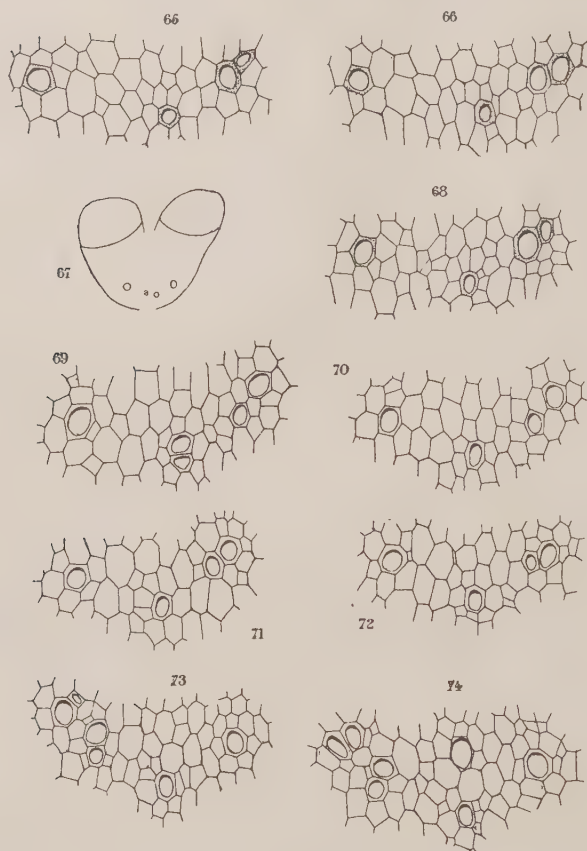


Fig. 65 à 74. — *Helianthus annuus*. — Coupes transversales du faisceau ligneux et des files conjonctives dans le cotylédon à des niveaux de plus en plus élevés. — Fig. 67. Coupe schématique du faisceau libéro-ligneux entier au niveau de la figure 68. Les files cellulaires se relèvent de plus en plus à partir de la cellule vasculaire ligneuse centrale (Série n° XII).

§ 9. — *Helianthus annuus* L.

Série n° XII.

— Coupes transversales.

Nous n'avons dessiné sur les coupes d'*Helianthus annuus* que le faisceau ligneux et la manière dont il se comporte. Les différentes dispositions qu'il affecte dans son ensemble (cellules vasculaires et parenchyme ligneux) en passant de la ra-

dicule au cotylédon. Nous avons figuré chaque fait nouveau apparaissant sur une coupe, de sorte qu'il est possible d'observer sans discontinuité tous les changements, si faibles soient-ils. De place en place, nous donnons un schéma de l'ensemble du faisceau libéro-ligneux dessiné à la chambre claire et correspondant à un faisceau ligneux dessiné en plus grand à côté.

Lame 1. Coupe 1 (fig. 55-56). — Le faisceau présente trois groupes ligneux disposés à peu près en ligne droite. Les rangées de cellules non différenciées qui joignent les deux groupes ligneux latéraux au groupe ligneux inférieur sont approximativement parallèles.

A côté de la coupe 1, le schéma du faisceau libéro-ligneux entier d'une coupe antérieure non figurée montre quels sont les rapports du bois et du liber avec l'angle formé par la disposition des cellules vasculaires ligneuses et des files cellulaires qui joignent le bois au liber.

Le liber forme deux masses alternes relativement au bois.

Coupes 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 (fig. 57 à 68). — Ces coupes présentent le redres-

sement progressif des files cellulaires avec l'apparition ou la disparition succes-

sive des cellules vasculaires ligneuses. Un schéma des coupes 4, 7 et 10 montre la valeur de l'angle formé par les files cellulaires du faisceau ligneux à ce niveau et les rapports du bois et du liber.

Coupes 11, 12, 13 (fig. 69 à 71). — Le redressement des rangées cellulaires continue.

Coupes 14, 15, 16 (fig. 72 à 74). — Elles ont leurs rangées cellulaires de plus en plus redressées.

Coupes 17, 18, 19 (fig. 75 à 78). — Le redressement est très considérable ainsi que le montrent les coupes et le schéma 20. Quant aux deux moitiés du liber, elles sont réunies en une seule masse.

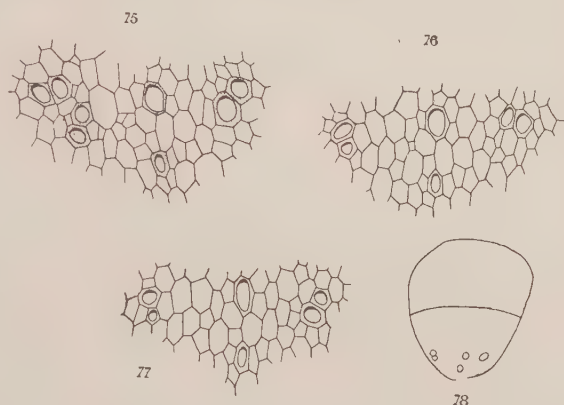


Fig. 75 à 78. — *Helianthus annuus*. — Coupes transversales du faisceau ligneux et des files conjonctives dans le cotylédon à des niveaux de plus en plus élevés. — Fig. 78. Coupe schématique du faisceau libéro-ligneux entier au niveau de la figure 77. Le mouvement signalé dans les figures précédentes s'accroît (Série n° XII).

§ 10. — *Cucumis dipsaceus* Ehrenb.

Série de coupes transversales dans l'axe hypocotylé.

Coupe 1 (fig. 79). — Base de l'axe hypocotylé. Cette coupe présente un faisceau ligneux dissocié et deux groupes libériens situés de chaque côté.

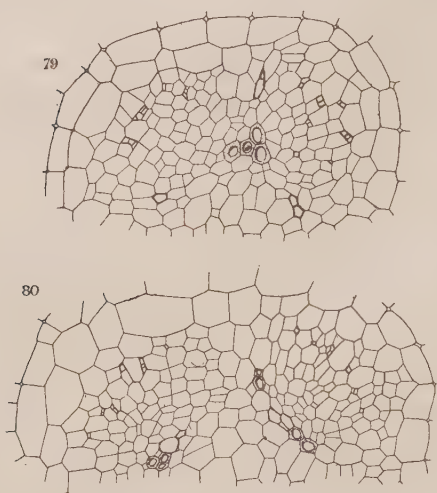


Fig. 79 et 80. — *Cucumis dipsaceus*. — Coupes transversales dans la base de l'axe hypocotylé. — Fig. 79. Le faisceau ligneux est divisé en quatre masses; les files joignant le bois au liber sont orientées presque tangentiellement. — Fig. 80. Le bois alterne est disparu; les trois autres groupes ligneux subsistent; les files du bois au liber se redressent (Série n° 1).

En haut de la figure, les deux premières cellules sont en voie d'écrasement. A mi-hauteur, un groupe de cellules vasculaires ligneuses est différencié; plus bas à droite et à gauche apparaissent des cellules vasculaires ligneuses, dont la différenciation est peu avancée.

Le groupe ligneux supérieur est en alternance très nette avec les deux faisceaux libériens; le groupe moyen est en position intermédiaire, et les deux derniers sont superposés.

Les deux faisceaux libériens à droite et à gauche de la figure sont formés de parenchyme libérien et de tubes criblés. Les files de cellules divergent à partir du groupe ligneux intermédiaire, suivant un axe perpendiculaire au diamètre passant par les deux pôles ligneux.

Les deux groupes libériens sont presque en contact, n'étant séparés que par l'épaisseur du groupe des cellules vasculaires ligneuses intermédiaires.

Il est à remarquer que les premières cellules vasculaires ligneuses ne sont pas coupées, au niveau examiné, perpendiculairement à leur direction; la section passe obliquement par rapport à celles-ci.

Coupe 2 (fig. 80). -- A un niveau plus élevé dans l'axe hypocotylé. Sur cette coupe nous ne voyons plus que deux groupes ligneux bordant l'extrémité interne des faisceaux libériens.

Les premières cellules vasculaires ligneuses alternées signalées dans la coupe 1 ont cessé de se différencier.

Le groupe intermédiaire est presque joint au groupe le plus récent de droite, par la différenciation de cellules vasculaires ligneuses nouvelles. Le groupe le plus jeune de gauche a différencié lui aussi quelques nouvelles cellules vasculaires ligneuses.

Comme dans la coupe précédente, les cellules vasculaires ligneuses sont sectionnées assez obliquement.

Les deux groupes libériens ont le même aspect que dans la coupe 1; mais, suivant le sens de l'obliquité des cellules vasculaires ligneuses, le point de divergence des files libériennes se déplace vers l'intérieur du cylindre central.

Des cellules parenchymateuses peu nombreuses et petites dans la coupe 1 se sont développées et multipliées entre les deux groupes libériens et les groupes ligneux restant, séparant le faisceau libéro-ligneux primitif en deux portions droite et gauche.

Coupes 3 et 4 (fig. 81 et 82). -- A des niveaux de plus en

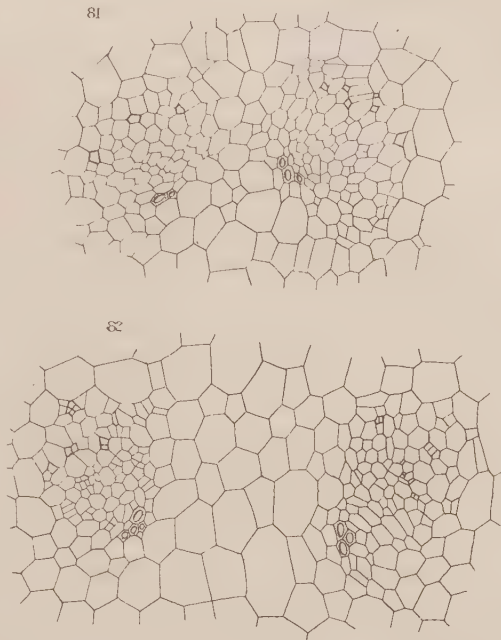


Fig. 81 et 82. — *Cucumis dipsaceus*. — Coupes transversales dans la partie médiane de l'axe hypocotylé. Il ne reste plus que les deux groupes superposés de vaisseaux; un rayon médullaire se développe entre les deux faisceaux, et les files joignant le liber au bois tendent à devenir radiales, de tangentiels qu'elles étaient (Série n° I).

plus élevés. Les déplacements apparents observés précédemment s'accroissent.

Coupe 5 (fig. 83). — La plus élevée de la série. La superposition du liber et du bois est complète. Les cellules vasculaires ligneuses sont coupées perpendiculairement à leur direction.



Fig. 83. — *Cucumis dipsaceus*. — Coupe transversale de la partie supérieure de l'axe hypocotylé. Les files joignant le bois au liber sont orientées radialement; le tissu conjonctif forme un large rayon médullaire entre les deux faisceaux (Série n° I).

Remarques. — Dans la radicule, les premières cellules vasculaires ligneuses seules existent, en alternance avec le liber. A ce niveau, l'ensemble du faisceau libéro-ligneux forme un V à pointe externe, dont l'ouverture est dirigée vers l'axe du cylindre central.

Les cellules vasculaires ligneuses se trouvent coupées perpendiculairement à leur direction. Plus haut, la coupe passe obliquement par rapport à ces premières cellules vasculaires ligneuses et aux cellules parenchymateuses les plus proches de ces dernières, l'obliquité de la section diminuant à mesure qu'on s'approche du centre du cylindre central jusqu'aux groupes de cellules vasculaires ligneuses, puis de là, à mesure qu'on s'en éloigne, le long du bord des faisceaux libériens.

Il faut donc constater que : 1° Dans la radicule, la disposition des files cellulaires prises dans leur sens longitudinal et horizontal est la même que dans les autres plantules que nous avons examinées jusqu'ici ;

2° Que dans l'axe hypocotylé et particulièrement dans

sa base, une partie des files cellulaires comprenant les vaisseaux ligneux, et les files parenchymateuses non différenciées bordant le côté interne des deux faisceaux libériens, jusque-là verticales, s'inclinent suivant une direction ayant son point de départ dans les premières cellules vasculaire ligneuses et suivant le bord interne des deux faisceaux libériens;

3° Que le faisceau ligneux, d'abord unique dans la radicule, se répartit en deux et même quatre groupes ligneux, dont les deux plus jeunes sont en contact, sur une coupe transversale, avec l'origine de la divergence des files libériennes. Ce point s'enfonce de plus en plus dans le cylindre central décrivant un arc

de 45° à 50° autour du liber différencié en tubes criblés qui sert de pivot. Simultanément un large rayon médullaire se développe entre les faisceaux libéro-ligneux.

Cucurbita maxima Duch. — Coupes transversales dans la radicule et l'axe hypocotylé. Cette série montre seulement la dislocation du faisceau ligneux.

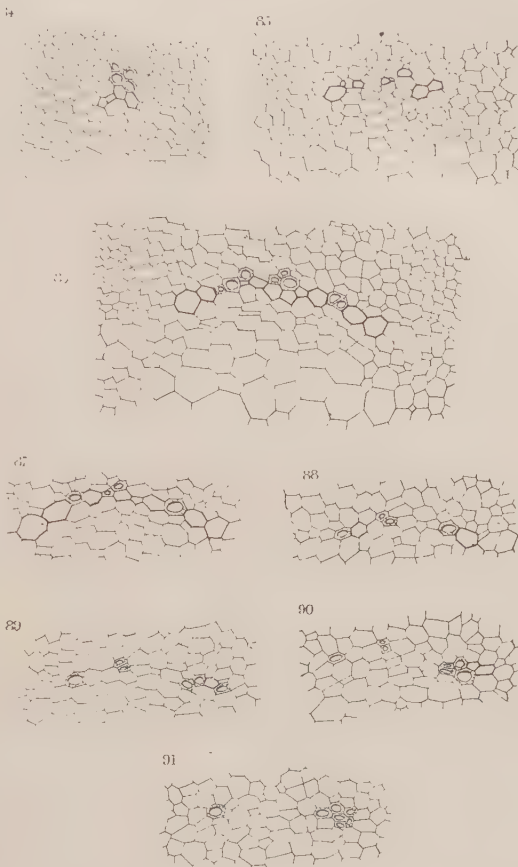


Fig. 84 à 91. — *Cucurbita grandis*. — Coupes transversales dans la radicule (fig. 84) et l'axe hypocotylé de bas en haut, montrant la dislocation du faisceau ligneux (série n° I).

Coupe 1 (fig. 84). — Dans la radicule. Comme dans *Cucumis dipsaceus*, la radicule ne présente que des faisceaux ligneux simples, dont la figure 1 montre un exemple.

Coupe 2 (fig. 85). — Dans cette coupe faite dans la base de l'axe hypocotylé, le faisceau ligneux est étalé.

Coupe 3 (fig. 86). — Le faisceau s'étale encore plus à droite et à gauche de la figure par l'adjonction de nouvelles cellules vasculaires ligneuses de formation récente.

Coupes 4, 5, 6, 7, 8 (fig. 87 à 90). — Elles montrent la dislocation progressive de la bande vasculaire ligneuse par cessation de différenciation des cellules vasculaires ligneuses comprises entre le pôle ligneux et les dernières apparues des cellules vasculaires ligneuses.

Coupe 8 (fig. 91). — Dans cette coupe, le pôle ligneux cesse complètement lui-même de se différencier.

En somme, tout se passe à peu de choses près dans *Cucurbita sp.* comme dans *Cucumis dipsaceus*.

Nous avons exposé dans la deuxième partie une série d'observations individuelles dont nous tirerons, dans la troisième partie, les faits coordonnés d'observation générale. Pour obtenir ce résultat, nous comparerons les faits :

1^o Sur des coupes transversales faites à des niveaux déterminés, en prenant des stades de développement de plus en plus âgés dans la série des plantules étudiées;

2^o Sur des séries de coupes de bas en haut à chacun des stades de développement;

3^o Enfin sur des coupes longitudinales à des stades de développement de plus en plus avancés.

TROISIÈME PARTIE : *Coordination des faits observés.* —

Nous nous servons, pour établir les diverses dispositions des éléments libériens et des éléments ligneux dans les plantules de plus en plus âgées, de germinations d'espèces différentes de Véroniques. L'espèce n'a, en effet, pas d'importance au point de vue de la croissance et de l'arrangement des faisceaux dans les différentes parties de la plantule. Les espèces que nous avons étudiées présentent un

plan des faisceaux libéro-ligneux identique pendant tout le temps du développement, et il n'y a guère de dissemblance, si même on peut se servir de ce mot, que dans la grandeur plus ou moins considérable du cylindre central.

Pour déterminer exactement les stades de croissance, nous ne pouvons que très peu faire appel aux caractères de la morphologie externe des plantules. Les caractères internes peuvent présenter un développement plus ou moins grand au point de vue anatomique et dans une même espèce bien déterminée, alors que les caractères extérieurs sont restés identiquement les mêmes, ou au moins tels que l'œil ne peut saisir de différences sensibles. Le nombre de jours de germination ne peut non plus être invoqué utilement pour caractériser un état de germination. Les graines dans une espèce déterminée germent plus ou moins vite sans cause apparente, et une plantule ayant un ou deux jours de germination de plus qu'une autre pourra se présenter au point de vue anatomique comme moins avancée que cette dernière.

Pour déterminer l'état de croissance d'une de nos plantules, nous nous servons, au moins pour les stades les plus jeunes, du nombre de cellules vasculaires ligneuses et de tubes criblés dont se composent les faisceaux libéro-ligneux, la disposition étant toujours la même pour un même nombre d'éléments à une hauteur déterminée, dans n'importe quelle *Véronique* à un état jeune.

Nous définirons donc ainsi les divers stades que nous choisissons de façon arbitraire pour la commodité d'exposition des comparaisons :

Stade 1. — Celui d'une plantule ne présentant au plus qu'une cellule vasculaire ligneuse et un tube criblé par faisceau libéro-ligneux.

Stade 2. — Celui d'une plantule présentant de trois à cinq cellules vasculaires ligneuses et deux groupes de tubes criblés peu nombreux par faisceau libéro-ligneux, mais sans qu'il y ait encore de dislocation ni d'écrasement d'éléments vasculaires.

Stade 3. — Celui dans lequel il y a dislocation et écrasement

des premières cellules vasculaires ligneuses et des premiers tubes criblés différenciés.

Plantules au premier stade : *V. Beccabunga*; deuxième stade : *V. officinalis*; troisième stade : *V. hederæfolia*.

§ 1. — Comparaison des faits observés sur des coupes faites à quatre niveaux déterminés dans des plantules de plus en plus âgées.

Premier niveau. — Vers le haut de la racine.

Stade 1. — L'on a deux cellules vasculaires ligneuses situées chacune à une extrémité d'un diamètre du cylindre central (ce diamètre étant contenu dans le plan coupant les cotylédons en deux parties égales et symétriques) et deux tubes criblés placés chacun à l'une des extrémités d'un diamètre perpendiculaire au premier (contenu par conséquent dans le plan de contact des deux cotylédons). Les files de cellules parenchymateuses qui joignent le pôle ligneux au liber divergent à peu près régulièrement à partir de ces deux points, quoique parfois la régularité soit légèrement masquée par des dédoublements partiels en longueur des cellules d'une file.

Stade 2. — Le nombre des cellules vasculaires ligneuses est de deux à quatre ou six. On a quatre cellules criblées, au lieu de deux, c'est-à-dire deux à chaque faisceau libérien.

Stade 3. — Le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente à partir du pôle ligneux en suivant le sens des files cellulaires. Mais la différenciation gagne toutes les files divergeant à partir du pôle ligneux, alors que, dans les autres stades, la file médiane est seule intéressée par la lignification. Simultanément la file ligneuse initiale gagne vers le centre du cylindre central. Arrivée plus ou moins proche de ce centre, des cellules vasculaires ligneuses se forment de plus en plus latéralement et symétriquement de chaque côté, dans un sens par conséquent perpendiculaire au sens primitif.

Pendant ce temps, les pôles ligneux se détruisent lentement; la dislocation gagne de plus en plus vers le centre dans le sens où s'est faite la différenciation, de sorte que, à

un état assez âgé, le faisceau ligneux primitif se trouve complètement disloqué et que les cellules vasculaires ligneuses qu'on a sous les yeux sont des formations secondaires.

Le liber primaire subit un sort analogue; il se disloque et s'écrase aussi, mais plus lentement que le bois.

Si donc on suit la progression de la formation des productions primaires et secondaires ligneuses et libériennes à ce niveau, on peut voir que l'on passe de la disposition alterne franche à la disposition superposée parfaite par le fait même de la croissance et ensuite de la dislocation et de l'écrasement des éléments libéro-ligneux, avec un dédoublement apparent résultant de la disparition progressive des éléments primaires du faisceau primitif, au fur et à mesure de l'apparition des formations de plus en plus âgées. Pour les mêmes causes, il semble aussi qu'il y a retournement des deux demi-faisceaux.

Deuxième niveau. — Dans l'axe hypocotylé.

Stade 1. — On a une cellule vasculaire ligneuse à chacune des deux extrémités du diamètre, ainsi que nous l'avons dit pour le niveau 1; mais, alors que dans la racine ces deux cellules vasculaires ligneuses sont appliquées exactement contre le péricycle, il n'en est plus de même ici; les deux pôles ligneux sont séparés de cette assise par une cellule. Le liber ne présente que deux tubes criblés appuyés contre le péricycle. Mais ils ne sont plus situés aux extrémités du diamètre compris dans le plan de contact des deux cotylédons. Le tube criblé gauche est au-dessous ou au-dessus de cette extrémité; il en est de même pour le tube criblé droite.

La cellule extrapolaire intercalée entre le pôle ligneux et le péricycle provient de toute évidence d'un cloisonnement tangentiel de la cellule péricyclique contre laquelle est appuyée la première cellule vasculaire ligneuse.

Stade 2. — Ce stade ne diffère du précédent que par le nombre des cellules vasculaires ligneuses, qui est ordinairement de deux à six, et l'apparition de deux tubes criblés symétriques des premiers par rapport aux pôles ligneux. Entre les deux tubes criblés, c'est-à-dire sur le diamètre

perpendiculaire à celui qui passe par les deux pôles ligneux, les cellules se sont multipliées surtout en s'éloignant du centre du cylindre central pour se rapprocher des bords où même elles sont plus grandes. La figure formée par cet ensemble de cellules présente grossièrement la tranche d'une coupe de lentille biconcave. Sur les deux courbes ainsi adossées se moulent les autres files de cellules entre le pôle ligneux et le liber, relevées, de ce fait, en même temps que les tubes criblés qui en forment l'extrémité.

Stade 3. — Le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente dans une forte proportion suivant les files allant du pôle ligneux au liber. Les premiers éléments formés se disloquent plus ou moins vite à partir du pôle ligneux, comme nous l'avons vu au niveau précédemment étudié. Le liber se comporte de la même façon que dans la radicule ; mais, dans l'espace primitivement libre intercalé entre deux arcs libériens provenant du dédoublement des deux premiers arcs, des tubes criblés apparaissent, puis des cellules vasculaires ligneuses qui se rendent dans les deux premières feuilles.

Dans l'axe hypocotylé, les choses se passent à peu près de même sorte que dans la radicule, à mesure que la croissance s'accroît on passe d'une disposition alterne à une disposition superposée. Là comme dans la radicule, il y a dédoublement apparent du faisceau ligneux, par dislocation et écrasement des premiers éléments vasculaires, à partir du pôle ligneux, et apparence de rotation par apparition de nouvelles cellules vasculaires ligneuses et de nouveaux tubes criblés tendant de plus en plus à la superposition. Mais il se produit en même temps un phénomène intéressant à observer. Les premières cellules vasculaires ligneuses n'ont plus une tendance aussi nette à se former exactement dans la direction du centre du cylindre central. Le faisceau libéro-ligneux se déforme, le pôle ligneux tend à s'enfoncer vers le centre, appuyant sur les cellules vasculaires ligneuses dont la file rectiligne dans la radicule se replie sur elle-même, les cellules suivantes ayant une tendance plus ou moins accentuée à se grouper autour de la première. Tandis que les extrémités des files rayon-

nant à partir de ce centre vers les éléments libériens tendent, en même temps que ces éléments qui en forment les extrémités, à se déplacer vers le point d'où est émigré le pôle ligneux.

Troisième niveau. — Dans la base des cotylédons.

Stade 1. — Le pôle ligneux est séparé du péricycle non plus par une cellule, mais par deux ou trois, provenant d'un nouveau recloisonnement extrapolaire. Au lieu d'une seule cellule, il peut y en avoir plusieurs côte à côte, qui se divisent, et la division peut se faire non seulement tangentiellement, mais aussi radialement, et les cloisonnements radiaux sont plus nombreux près du péricycle, de sorte que le massif cellulaire ainsi formé prend la figure d'un triangle isocèle, dont une base est accolée au péricycle et l'angle opposé appuyé contre le pôle ligneux comprenant une seule cellule vasculaire à ce stade.

Le tube criblé est remonté jusqu'au delà du pôle ligneux, mais sans pourtant lui être superposé. Les files cellulaires ont suivi ce mouvement et se trouvent fortement infléchies du pôle ligneux vers le tube criblé. Près du pôle ligneux, les premières cellules sont plus ou moins serrées en groupe.

Stade 2. — Ne présente pas de changements, sauf dans le nombre des éléments. Les tubes criblés nouveaux se forment soit entre les deux premiers, soit en dehors.

Stade 3. — Des cellules vasculaires ligneuses se forment de plus en plus nombreuses. Les premières presque à la partie interne du demi-cylindre central, les autres suivant la direction des files cellulaires très infléchies vers l'extérieur à partir du pôle ligneux qui se disloque, s'écrase progressivement donnant un double faisceau ligneux dont les pointes semblent s'éloigner de plus en plus du pôle ligneux primitif.

Les tubes criblés forment une demi-couronne plus ou moins complète autour du faisceau ligneux.

A ce niveau, nous voyons donc se reproduire ce que nous avons déjà vu dans l'axe hypocotylé; mais, au lieu d'avoir comme point de départ une structure nettement alterne, nous partons d'une disposition se rapprochant beaucoup de la superposition. Le massif cellulaire provenant du cloi-

sonnement de l'assise limite du cylindre central s'est accru radialement, mais a diminué d'importance tangentiellement. Le pôle ligneux formant de plus en plus pression sur les cellules vasculaires suivantes qui formaient une file dans la radicule, les force à se grouper en un faisceau qui joue le rôle de charnière par rapport aux cellules vasculaires ligneuses et aux files joignant le pôle ligneux au liber.

Les nouveaux tubes criblés se forment de part et d'autre du premier différencié pour former une demi-couronne autour du pôle ligneux.

Quatrième niveau. — Plus haut que le troisième niveau dans le cotylédon.

Stade 1. — La première cellule vasculaire ligneuse est arrivée à son maximum d'éloignement du péricycle en restant toujours sur le même diamètre. En outre, le demi-cylindre central s'est aplati et réduit latéralement pour s'allonger dans le sens radial. Le massif cellulaire provenant du péricycle s'est très réduit; il est souvent méconnaissable. Le tube criblé est à peu près en face de la cellule vasculaire ligneuse, réalisant la disposition superposée. Le pôle ligneux et le premier tube criblé sont donc, à ce moment, à peu de chose près, sur un même diamètre, celui qui est contenu dans le plan perpendiculaire au plan de contact des deux cotylédons.

Stade 2. — Ce stade offre un intérêt tout particulier. Les deux premiers tubes criblés sont rapprochés l'un de l'autre. On constate l'apparition de nouveaux tubes criblés. Les deux premiers ne sont séparés que par une cellule. Ces deux tubes criblés ne peuvent pas être plus rapprochés et ne laissent pas de place aux nouveaux pour se former; ceux-ci gagnent alors à droite et à gauche des deux premiers symétriquement. Aucun tube criblé ne se forme à ce niveau dans la direction suivie par la différenciation dans la radicule, de sorte qu'on peut dire que les tubes criblés en alternance avec le pôle ligneux sont postérieurs aux tubes criblés superposés.

Stade 3. — Les choses ne font que s'accentuer; la demi-couronne de tubes criblés s'épaissit en direction centripète.

Les premières cellules vasculaires ligneuses se disloquent et sont écrasées. Les premiers tubes criblés sont écrasés par les nouvelles formations.

§ 2. — Comparaison des faits observés sur des séries de coupes de bas en haut à chacun des stades de développement.

Stade 1. — Si maintenant nous examinons ce qui se passe de bas en haut dans une plantule très jeune n'ayant encore dans toute sa longueur que deux éléments ligneux et deux éléments libériens, un par faisceau libéro-ligneux, au niveau le plus bas dans la radicule, sur lequel a lieu un commencement de différenciation, nous trouvons deux tubes criblés situés, comme nous l'avons dit, un à chacune des extrémités du diamètre contenu dans le plan de séparation des deux cotylédons. Les deux tubes criblés sont contre le péricycle et se forment par la différenciation d'une cloison à 45° environ dans une cellule bordant le péricycle.

A ce niveau n'existe pas encore trace de cellule vasculaire ligneuse.

A un niveau plus élevé apparaissent deux cellules vasculaires ligneuses aux extrémités d'un diamètre perpendiculaire à celui passant par les tubes criblés. Ces deux cellules vasculaires ligneuses se différencient par simple lignification de deux cellules adossées au péricycle. Elles font partie du parenchyme primitif, mais ne sont pas quelconques; elles sont à l'origine des files cellulaires qui joignent le bois et le liber dans la suite du développement et forment pôle de différenciation. Les cellules du parenchyme obéissent à une disposition; elles forment à partir du pôle ligneux la figure du V ou d'un Y à ouverture dirigée vers le centre de la radicule.

Le liber ne change pas de position.

Dans l'axe hypocotylé, les deux tubes criblés s'écartent peu à peu l'un au-dessus, l'autre au-dessous des extrémités du diamètre occupées plus bas, en suivant la face interne du péricycle vers le point occupé dans la racine par le pôle ligneux. C'est que la région cellulaire diamétrale, située

perpendiculairement au diamètre des pôles ligneux, entre en division vers les deux tubes criblés, les repoussant chacun d'un côté opposé.

Entre le péricycle et le pôle ligneux, on constate la présence de cellules parenchymateuses. La première cellule vasculaire ligneuse se trouve ainsi comme repoussée vers l'intérieur des tissus, pendant que le liber semble se déplacer en sens contraire de chaque côté et tangentielllement. Le reste des cellules non différenciées qui font partie de l'ensemble du faisceau libéro-ligneux est entraîné dans le mouvement, s'enfonçant par l'extrémité ligneuse et se relevant par l'extrémité libérienne.

Dans les cotylédons, le massif parenchymateux augmente d'importance dans le sens radial. Le pôle ligneux semble s'enfoncer davantage pendant que le liber tend de plus en plus de son côté à réaliser une disposition superposée. Les files cellulaires joignant le pôle ligneux au liber suivent ce mouvement d'enfoncement au centre et de relèvement à la périphérie.

Plus haut dans les cotylédons, le demi-cylindre central s'allonge radialement et s'amincit transversalement.

Le liber vient en superposition avec le bois.

Stade 2. — Ce stade ne présente d'intérêt que relativement à la marche de la différenciation des nouveaux tubes criblés et des nouvelles cellules vasculaires ligneuses.

Les niveaux inférieurs dans la radicule reproduisent ce que nous venons de voir dans le stade 1; mais à un niveau déterminé dans la radicule on voit apparaître une deuxième cellule vasculaire ligneuse à chaque pôle ligneux et en direction centripète, puis en s'élevant une troisième.

Des tubes criblés se différencient à partir de chacun des deux points initiaux d'apparition des premiers vers les pôles ligneux, en suivant le péricycle.

Dans l'axe hypocotylé, les cellules vasculaires ligneuses en files radiales dans la radicule se groupent peu à peu, se ramassent sur elles-mêmes, par suite de la poussée du massif cellulaire extrapolaire. L'ouverture de l'Y formé par les files cellulaires s'élargit en s'élevant; le retournement se pro-

duit comme précédemment; le liber suit et même semble accélérer un peu son propre déplacement.

Dans les cotylédons le processus de retournement s'achève comme dans la plantule plus jeune. Il peut alors encore apparaître un ou deux tubes criblés entre les deux premiers différenciés; mais il s'en différencie aussi en dehors, toujours contre le péricycle. Plus haut, il n'en apparaît plus qu'en dehors des deux premiers, les plus jeunes tendant à devenir de plus en plus alternes.

Stade 3. — Dans la radicule, on trouve vers l'extrémité les dispositions à deux cellules vasculaires ligneuses, et à deux tubes criblés. Puis le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente, à mesure qu'on s'élève vers l'axe hypocotylé, dans un sens centripète pour les cellules vasculaires ligneuses, vers le pôle ligneux en suivant la face interne du péricycle pour les tubes criblés. Les files cellulaires entre bois et liber sont toujours en forme d'Y à ouverture tournée vers le centre.

Plus haut encore dans la radicule, les cellules vasculaires ligneuses augmentent de nombre en suivant les files cellulaires, c'est-à-dire que, arrivées à proximité du centre, une bifurcation se produit, les cellules vasculaires ligneuses se forment de plus en plus latéralement et gagnent des files de plus en plus externes. Le liber continue sa différenciation vers le pôle ligneux.

Plus haut et toujours dans la radicule, la dislocation commence à se faire sentir sur les premières cellules vasculaires ligneuses et suit le sens de la différenciation de ces éléments; il en est de même pour les tubes criblés.

Dans l'axe hypocotylé, les deux faisceaux libéro-ligneux se trouvent séparés par une bande de parenchyme figurant la coupe diamétrale d'une lentille biconcave. Les files cellulaires se dédoublent vers leurs extrémités libériennes, se moulent sur les bords de cette coupe, se trouvent rejetées vers la place occupée précédemment par le pôle ligneux, pendant que celui-ci, repoussé vers le centre, ramasse ses cellules vasculaires centripètes en un groupement plus ou moins compact qui se disloque de plus en plus, s'écrase au

point de simuler un dédoublement du faisceau ligneux. Les tubes criblés suivent les files cellulaires et, comme le bois, se disloquent, s'écrasent à partir des premiers formés.

Dans les cotylédons, la dislocation ne laisse que des traces fragmentaires des premières cellules vasculaires ligneuses qui se trouvaient groupées autour du pôle ligneux dans les plantules plus jeunes, de sorte qu'il semble y avoir dédoublement complet en deux faisceaux ligneux dont la rotation s'achève plus haut, avec le relèvement complet des files qui ont donné naissance aux cellules vasculaires ligneuses.

§ 3. — Comparaison des faits observés sur des coupes longitudinales à des stades de développement de plus en plus avancés.

Dans les plantules qui ne possèdent qu'un vaisseau ligneux et un vaisseau libérien, on voit le vaisseau ligneux accolé au péricycle dans la radicule et l'axe hypocotylé s'enfoncer peu à peu dans l'intérieur du cylindre central à mesure qu'on s'élève dans le cotylédon, et cette migration vers l'intérieur du cylindre central se fait sur un espace restreint de la longueur du vaisseau, de sorte qu'une ou deux cellules vasculaires ligneuses seulement y prennent part.

Le vaisseau libérien est toujours accolé au péricycle d'un bout à l'autre de la plantule. Dans la radicule, il se trouve, comme nous l'avons déjà dit, situé à l'extrémité du diamètre perpendiculaire à celui passant par les deux pôles ligneux. Arrivé dans l'axe hypocotylé, vers la partie supérieure, il se couche plus ou moins obliquement en suivant la face interne du péricycle et décrit ainsi un quart de circonférence, de sorte que, dans le cotylédon, il se trouve être parallèle au vaisseau ligneux et sur le même diamètre, ou à peu près, que celui-ci, réalisant la disposition superposée.

Dans une plantule possédant plusieurs vaisseaux ligneux on voit dans la radicule ces vaisseaux ligneux en file centripète. Lorsqu'on s'élève, le premier vaisseau ligneux suit le même parcours que nous venons de décrire. Les autres vaisseaux ligneux, arrivés dans l'axe hypocotylé, se tassent autour du premier débordant plus ou moins de côté,

en continuant à s'élever, et même les derniers différenciés se trouvent de plus en plus externes relativement au premier.

Ces plantules, dans un état de germination déjà relativement plus âgées que celles précédemment décrites, présentent un commencement très net d'étirement des premiers vaisseaux ligneux différenciés. Alors qu'à l'état très jeune, où il n'y a qu'un vaisseau ligneux, les spires qui l'entourent se trouvent très serrées les unes contre les autres, dans les plantules dont nous parlons maintenant ces spires sont plus ou moins relâchées, distendues ou même étirées à tel point que, de place en place, elles sont brisées, et l'on trouve ainsi tous les passages entre les vaisseaux à spire serrée, à spire distendue, annelés-spiralés et enfin annelés.

§ 4. — Comparaison des faits observés chez : « *Urtica* », « *Lamium* », « *Carum* », « *Cucurbita* », « *Cucumis* » et « *Helianthus* » avec ceux observés chez les Véroniques.

Nous n'avons comparé jusqu'ici entre eux que les résultats de nos observations chez des espèces du genre *Veronica*. Nous ne pouvons évidemment pas généraliser les conclusions que nous tirons de l'étude de l'ontogénie d'espèces d'un seul genre. Pour donner plus de généralité à nos conclusions, nous les comparerons aux faits que nous avons pu observer dans des espèces de quelques autres familles.

Pour quelques-unes d'entre elles : *Urtica*, *Lamium*, *Carum*, le type de l'évolution ontogénique de *Veronica* est reproduit sans variations appréciables. Il n'en est pas de même pour *Cucurbita* et *Cucumis*. Les plantules de ces espèces présentent un type d'évolution tout particulier du faisceau ligneux.

Les premières formations radiculaires des plantules sont les mêmes que dans les autres espèces étudiées, mais, à mesure qu'on s'élève dans l'axe hypocotylé, on voit le faisceau ligneux se fragmenter en trois et même quatre masses vasculaires. Si l'on suit le sort de chacune d'elles jusque dans le cotylédon, on constate que peu à peu la masse polaire centrale cesse la différenciation de ses éléments et disparaît

même complètement ; seules subsistent les masses latérales, et encore seulement les dernières cellules vasculaires différenciées.

La cessation de différenciation se fait dans le même sens que la dislocation et l'écrasement que nous avons constatés chez le *Veronica*, c'est-à-dire en s'éloignant progressivement du pôle ligneux pour les cellules vasculaires ligneuses, en suivant leur ordre de différenciation.

Chez l'*Helianthus*, le faisceau ligneux se fragmente aussi en trois masses ; mais nous n'avons pas vu la cessation de différenciation basifuge vasculaire ligneuse observée dans le *Cucumis* et le *Cucurbita*. Un fait particulier se produit dans la différenciation ligneuse. Le faisceau ligneux semble avoir pour origine trois pôles, de sorte qu'apparaissent d'abord les cellules vasculaires ligneuses alternes et les cellules superposées latérales, puis ensuite les cellules vasculaires ligneuses intermédiaires contrairement à l'ordre accoutumé.

Mais, quelle que soit l'espèce à laquelle nous nous adressons, dans toutes, sans exception, nous voyons les files cellulaires du pôle ligneux au liber, et ces éléments eux-mêmes former, comme chez *Veronica*, un V ou un Y à ouverture orientée vers le centre dans la radicule, s'orienter peu à peu en sens inverse en passant de la radicule dans l'axe hypocotylé et dans le cotylédon. L'on y trouve aussi les mêmes dislocations et les mêmes écrasements vasculaires.

Dans le cas où deux files vasculaires ligneuses divergent en V à partir du pôle ligneux, il n'y a pas groupement des premières cellules vasculaires dans l'axe hypocotylé ; le faisceau ligneux s'ouvre peu à peu et prend l'orientation inverse en passant dans le cotylédon. Il en est ainsi dans l'*Helianthus*.

CHAPITRE III

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION DES FAITS OBSERVÉS

Nous avons observé les faits dans des plantules du genre *Veronica*, dans *l'Helianthus annuus*, *l'Urtica pilulifera*, le *Lamium amplexicaule*, le *Carum Carvi*, le *Cucumis dipsaceus*, le *Cucurbita maxima*. Nous allons voir de façon générale les conséquences que nous devons en tirer, pour le passage de la disposition alterne propre à la racine, à la disposition superposée réalisée actuellement dans la feuille, ou plutôt le cotylédon, en prenant la racine comme point de départ.

Maintenant que nous sommes en possession des faits précis sur lesquels ont porté nos observations dans les plantules précitées, nous pourrons apporter aux questions que les théories exposées ont laissées en suspens, ainsi que nous l'avons montré dans le premier chapitre du présent travail, les solutions qu'elles comportent.

Nous rappellerons brièvement ces questions, auxquelles nous répondrons par l'exposé de nos propres observations (qui même les dépassent), dont nous discuterons la valeur démonstrative. Étant bien compris évidemment que nous ne nous engageons, par les solutions présentées, que dans le cadre même de nos observations effectives, sans préjuger des autres faits, qui peuvent permettre d'établir les lois générales du passage des faisceaux libéro-ligneux de la racine à la tige dans l'ensemble des Dicotylédones.

Les trois questions principales auxquelles se rattachent toutes les autres que nous aurons à résoudre sont les suivantes :

1^o Quelle est l'origine et le rôle du parenchyme interposé entre l'assise limite du cylindre central et le pôle ligneux?

2° Y a-t-il dédoublement et rotation du faisceau libéro-ligneux à son passage de la racine dans la tige ?

3° Et par conséquence : le faisceau libéro-ligneux du cotylédon est-il identique dans sa composition avec le faisceau radiculaire ?

Comme il y a compénétration de ces différentes questions, nous ne pouvons pas en faire les titres des paragraphes qui vont suivre. Nous adopterons deux grandes divisions naturelles de notre étude des faits, en discutant ceux fournis par les coupes transversales, puis ceux fournis par les coupes longitudinales.

PREMIÈRE PARTIE : *Discussion des faits fournis par les coupes transversales.* — Des trois questions que nous nous posons, la première domine évidemment les deux autres, au moins en ce qui concerne la rotation du faisceau et son identité dans la radicule et le cotylédon.

Devons-nous admettre, avec les partisans de la torsion, qu'entre le pôle ligneux et le péricycle, des formations nouvelles phylogéniquement prennent naissance aux dépens de cette dernière assise, ou, avec M. G. Chauveaud, un recul dans la différenciation des vaisseaux ligneux et de bas en haut ? Telle est la première question que nous essayerons de résoudre, puisque les partisans de la rotation l'ont laissée entière, bien qu'elle ait été l'objet d'un long débat dans le cours de la seconde moitié du siècle dernier et le commencement de celui-ci.

D'après Ph. van Tieghem, en effet, les cellules péricambiales donnent naissance aux ponts cambiaux interfasciculaires (1).

R. Gérard nie formellement qu'il en soit ainsi dans la tige et particulièrement pour ce qui nous intéresse dans les plantules au passage de la racine à la tige. « Je ne crois pas qu'il en soit ainsi, dit-il; j'ai suivi plusieurs fois la formation du cambium dans la tige et l'axe hypocotylé; le péricambium n'y jouait aucun rôle. » Or, Gérard faisait

(1) PH. VAN TIEGHEM, Canaux sécréteurs des plantes (*Ann. Sc. Nat.*, 5^e série, t. XVI, 1872, p. 112).

ces observations dans des plantules assez jeunes déjà, ce que n'avait pas fait van Tieghem (1).

Au contraire, dans un travail général sur le péri-cycle des Phanérogames, Morot vérifie l'opinion émise par van Tieghem non seulement dans la racine, mais aussi dans la tige. Mais il ne dit rien sur le fonctionnement de l'assise péri-cyclique dans l'axe hypocotylé et les cotylédons.

Et l'on arrive ainsi à M. G. Bonnier, dont deux notes parues en 1900 (*C. R. Acad. Sc.*) parlent du rôle probable joué par le péri-cycle dans l'axe hypocotylé. Nous disons probable, parce que M. G. Bonnier n'a pas étudié spécialement ce rôle. Comparant seulement la structure tige à la structure racine, il en a tiré cette conclusion hypothétique, dont nous montrerons l'exactitude, que les tissus parenchymateux intercalés entre le péri-cycle de la tige et les pôles ligneux proviennent originairement de cette assise qui proliférerait au point de donner lieu en partie aux rayons médullaires de la tige.

M. G. Chauveaud et nous-même avons contesté *a priori* la valeur de lois à ces hypothèses sur l'origine et le rôle du parenchyme extrapolaire, en montrant que les plantules trop âgées qui avaient été utilisées même par R. Gérard ne pouvaient fournir la preuve démonstrative des explications avancées. M. Chauveaud les a repoussées comme contraires aux faits; nous nous sommes contenté de leur conserver seulement leur caractère hypothétique, car la preuve apportée par M. G. Chauveaud n'emporte pas la conviction. Cette preuve, — à savoir que, de bas en haut, à un état de croissance très jeune encore, les premiers vaisseaux se disloquent dans l'ordre d'apparition, se résorbent ou cessent dans le même ordre de se différencier à partir d'une certaine hauteur; que, par conséquent, là où l'on ne voit pas les premiers vaisseaux ligneux disposés suivant la forme primitive conservée dans la racine, il y a, non pas repoussement vers le centre du cylindre central, mais non-différenciation des éléments manquants, de sorte que le tissu

(1) R. GÉRARD; Passage de la racine à la tige (*Ann. Sc., nat.* 6^e série, t. XI, 1881, p. 296).

considéré n'est que du parenchyme vasculaire libéro-ligneux avorté, — cette preuve est elle-même hypothétique.

La question reste donc bien entière et circonscrit nos observations dans la région située entre le pôle ligneux et le péricycle.

Nous passerons en revue rapidement les faits que nous avons signalés dans toutes les plantules étudiées. Et nous verrons l'opinion déterminée qu'il y a lieu de nous former au sujet de l'origine et du rôle du parenchyme extrapolaire.

§ 1. — Origine du parenchyme extrapolaire chez les *Véroniques*.

Stade 0. — *Veronica incisa*. — La coupe faite dans le cotylédon, avant toute différenciation vasculaire libérienne ou ligneuse, nous permet de surprendre manifestement une cellule du péricycle en voie de cloisonnement tangentiel. Cette cellule, dont la cloison est encore extrêmement ténue, en voie de différenciation, est située en face du pôle ligneux futur. Nous pouvons constater, en outre, que l'ensemble des deux cellules provenant de ce dédoublement n'est pas plus grand que la plupart des autres cellules du péricycle, du demi-cylindre central cotylédonaire, les cellules filles ne sont qu'à leur début. En cas de croissance des deux cellules filles, une pression serait exercée sur les formations procambiales du demi-cylindre central cotylédonaire. L'absence de toute différenciation vasculaire ne nous permet pas de tirer d'autres conclusions de ce fait, mais il est bon d'insister sur ceci que la pression est exercée sur le centre initial du faisceau ligneux futur.

Stade 1. — *Veronica Beccabunga*. — Sur la figure 8, la seule cellule vasculaire ligneuse différenciée dans la portion supérieure de la figure est située contre le péricycle. Elle est adjacente à deux de ses cellules. La cellule de gauche présente une cloison tangentielle qui la divise en deux cellules filles. Nous disons que c'est la cellule du péricycle qui s'est cloisonnée parce que, possédant la série des coupes très minces ($3 \mu \frac{1}{2}$ environ), nous pouvons suivre

chaque cellule vasculaire ligneuse dans sa longueur et constater le passage dans chaque vaisseau ligneux d'une cellule vasculaire ligneuse, à la suivante, soit qu'elle se termine en biseau, soit qu'elle se termine par une cloison perpendiculaire à sa plus grande dimension, auquel cas elle apparaît nettement avec ses ornements. Or, la cellule vasculaire ligneuse, observée, celle-là et non une autre, est juxtaposée au péricycle unicellulaire dans les coupes inférieures ; donc la cloison observée ne peut se produire que dans la cellule péricyclique.

Figure 9. — Les cellules ont grandi, et la cellule péricyclique voisine s'est cloisonnée à son tour. Deux cellules vasculaires ligneuses sont différenciées à cette hauteur.

Figure 10. — Nous trouvons les deux mêmes cellules vasculaires ligneuses. Un nouveau cloisonnement est apparu tangentiellement. Il ne peut donc y avoir de doute sur son origine péricyclique, au moins extrapolaire, puisque de la figure 9 à la figure 10 il n'y a pas de discontinuité dans les cellules vasculaires lignifiées, et que, même sur la figure 10, la première cellule vasculaire ligneuse est identique, non seulement à celle de la figure 9, mais aussi de la figure 8.

Ainsi les deux cellules nouvelles parenchymateuses observées entre la figure 8 et la figure 10 se sont bien différenciées extérieurement au pôle ligneux et aux dépens des cellules du péricycle.

Stade 2. — *Veronica offinalis*. — Dans les figures 34 et 35, la cellule vasculaire ligneuse est identique. Une nouvelle cellule parenchymateuse apparaît en dehors du pôle ligneux ; son origine ne fait donc pas de doute : elle naît de l'assise péricyclique.

Stade 3. — *Veronica hederæfolia*. — Dans les figures 19 et 20, en face du pôle ligneux plus ou moins écrasé, le péricycle commence à se cloisonner. En même temps la zone cambiale s'établit autour du faisceau ligneux, entre celui-ci et le liber. Ces coupes faites dans la radicule nous permettent de constater que les recloisonnements de l'assise péricyclique gagnent de haut en bas, des cotylédons et de l'axe hypocotylé vers la racine. En outre, ces cloisonne-

ments, d'abord localisés en face du pôle ligneux, s'étendent tangentiellement et diminuent d'importance radiale; ils sont l'origine de la zone cambiale.

Dans les figures 21 et 22, faites à travers l'axe hypocotylé; les cloisonnements prennent une importance de plus en plus considérable en face des pôles ligneux et prennent le pas sur les cloisonnements cambiaux.

La figure 23, dans le cotylédon, montre que les cloisonnements en face des pôles ligneux prennent une importance radiale considérable, tandis que diminuent de nombre ceux de la zone cambiale.

§ 2. — Origine du parenchyme extrapolaire dans les autres plantules étudiées.

Urtica pilulifera. — La coupe 4, non figurée, montre trois cellules vasculaires ligneuses, dont la première n'est séparée du péricycle que par une cellule parenchymateuse. Sur les figures 41 et 42, nous pouvons suivre les trois cellules vasculaires. Il y a donc identité; or des cloisons sont différenciées entre le pôle ligneux et le péricycle donnant deux rangées de cellules. Il n'y a pas de doute que le recloisonnement ait eu lieu en dehors du pôle ligneux. Dans la figure 43, le massif parenchymateux extrapolaire a encore augmenté d'importance.

Lamium amplexicaule. — Sur les figures 47 à 51, le péricycle ne donne qu'un ou deux cloisonnements. Il faut arriver jusqu'à la figure 52 pour trouver des cloisonnements assez considérables, et encore faut-il aussi constater ce fait qu'une zone cambiale est en voie de différenciation entre les deux groupes libériens et le faisceau ligneux, de sorte que les productions secondaires ont une égale importance autour du faisceau ligneux du demi-cylindre central cotylédonaire.

Carum Carvi. — Dans la figure 53, le premier vaisseau ligneux non encore lignifié est accolé au péricycle. La figure 54 montre le vaisseau ligneux bien différencié dans le cotylédon, mais il est séparé du péricycle par un massif

parenchymateux en coin bien différencié formé de cellules relativement grandes.

N'ayant pas suivi le développement, chez l'*Helianthus*, le *Cucumis*, le *Cucurbita*, du parenchyme extrapolaire, c'est seulement un raisonnement par analogie qui nous fait adopter comme probable son origine dans l'assise péricyclique extérieurement au pôle ligneux.

En résumé donc, on voit, lorsqu'on examine des plantules très jeunes, les formations parenchymateuses extrapolaires prendre naissance aux dépens d'un pôle de différenciation adjacent au pôle ligneux et descendre très peu dans l'axe hypocotylé, tandis que, dans des plantules de plus en plus âgées, ces cloisonnements se propagent de haut en bas dans l'assise péricyclique et donnent l'amorce de la zone cambiale. Si bien qu'à un état de développement assez avancé on ne distingue plus guère où ont commencé les cloisonnements. Ces cloisonnements ont donc dans l'axe hypocotylé une précocité remarquable et d'autant plus grande qu'on s'élève davantage dans le cotylédon; mais, dans le cotylédon, on constate que l'extension maxima est dans le sens radial au lieu d'être dirigée surtout tangentiellement comme dans la partie supérieure de l'axe hypocotylé.

§ 3. — Accélération basifuge de la différenciation du parenchyme secondaire.

Nous sommes maintenant en droit de considérer comme prouvée l'hypothèse avancée par les partisans de la théorie de la rotation du faisceau libéro-ligneux passant de la racicule dans la tige. Entre le pôle ligneux et le péricycle se différencie un massif parenchymateux formé aux dépens de l'assise péricyclique et appuyé par sa pointe contre le pôle ligneux.

Nous sommes de plus amenés à ces constatations :

1^o Le parenchyme extrapolaire sert d'amorce à la constitution de la zone cambiale, qui donnera en direction centrifuge le bois secondaire, en direction centripète le liber secondaire ;

2° L'importance de l'extension de la masse parenchymateuse dans le sens radial est d'autant plus considérable, avant toute formation secondaire, que l'on s'éloigne de la racine en gagnant l'axe hypocotylé et le cotylédon.

Par contre, l'extension tangentielle de cette masse, après avoir crû jusqu'à son maximum, lorsqu'on passe de la racine à l'axe hypocotylé, décroît lorsqu'on s'élève dans le cotylédon pour se réduire la plupart du temps à une ou deux files radiales de cellules plus ou moins noyées dans le reste des tissus.

Nous retrouvons donc ainsi, mais sous une forme différente, la théorie de M. G. Chauveaud sur l'accélération basifuge du développement.

Si nous comparons ce qui se passe dans les plantes actuelles à ce qui a lieu dans les plantes paléozoïques, nous voyons que ces formations n'existent que dans les plantes actuelles, que le massif ainsi développé n'est nullement de formation primitive, qu'il est en quelque sorte un intrus dans les formations primaires du faisceau libéro-ligneux de l'axe hypocotylé et du cotylédon, qu'il doit être considéré à part et comme postérieur, sinon ontologiquement parlant, au moins phylogéniquement. Que même, si nous le considérons dans ses rapports avec la zone cambiale au moment où elle commence à se différencier autour des faisceaux ligneux et en dedans des faisceaux libériens, il est impossible de le distinguer de cette dernière, qu'en un mot il fait corps avec elle, qu'elle n'est que son extension tangentielle dans le cotylédon, l'axe hypocotylé et la radicule, où elle est en même temps son extension de haut en bas. De ces considérations, une conclusion s'ensuit : c'est que le massif parenchymateux considéré est, au même titre que les autres formations cambiales, de nature secondaire. D'ailleurs, de même que ces formations, il donne des vaisseaux libériens et ligneux, arrivé à un certain état de différenciation.

Enfin, au moins chez le *Veronica incisa*, nous pouvons affirmer que ces formations sont extrêmement précoces, puisqu'elles commencent à se montrer alors qu'il n'y a aucune différenciation vasculaire libéro-ligneuse.

Chez le *Lamium amplexicaule*, elles sont au contraire très réduites, tardives, et localisées seulement dans le cotylédon à une certaine distance de la base, où elles apparaissent alors qu'une zone cambiale est en voie de formation.

§ 4. — Causes de l'inversion du faisceau libéro-ligneux en passant de la racine au cotylédon par l'axe hypocotylé.

Ces causes sont de deux sortes, extrinsèque et intrinsèque.

A. CAUSE EXTRINSÈQUE. — Par cette cause, nous entendons l'influence mécanique étrangère subie par les formations libériennes et ligneuses à leur passage de la racine dans l'axe hypocotylé et le cotylédon.

En ne tenant compte que des plantules que nous avons étudiées, cette influence se traduit de trois manières différentes, non par le principe qui est le même pour toutes, mais au moins par la forme.

Nous verrons cette influence chez l'*Helianthus*, chez les *Veronica*, chez le *Cucumis* successivement.

1^o *Helianthus*. — Dans le type *Helianthus*, le large V formé par les deux files de vaisseaux ligneux à partir du pôle ligneux, dont l'ouverture dans la radicule est tournée vers l'intérieur, subissant sur sa pointe une pression de la part du massif engendré par les cloisonnements extrapolaires de l'assise péricyclique, se retourne graduellement à mesure qu'on s'élève dans la tige hypocotylée et les cotylédons, entraînant à chacune de ses extrémités les faisceaux libériens.

Dans ce cas, le mode de retournement est simple; l'inversion se fait sans aucune espèce de complication.

2^o *Veronica*. — Dans le cas du *Veronica*, les choses se trouvent quelque peu compliquées, par ce fait que les files vasculaires ne divergent pas immédiatement à partir du pôle ligneux.

L'une des objections opposées à la théorie de la torsion vasculaire par M. G. Chauveaud s'appuie sur cette idée qu'il est impossible d'imaginer un cloisonnement séparant en deux radialement la file vasculaire ligneuse simple jusqu'à

sa bifurcation. De fait, il n'y a pas division en deux lames de la file unique.

Mais nous avons vu que le massif parenchymateux extrapolaire se développe aux dépens du péricycle contre le pôle ligneux. De ce fait toute la file ligneuse se trouve comprimée dans le sens du rayon, les vaisseaux ligneux se ramassent sur eux-mêmes, se groupent au centre du faisceau ligneux, et à partir de là nous retrouvons le premier cas énoncé pour l'*Helianthus*. Le retournement des deux files ligneuses se fait de même sorte que précédemment, mais avec un groupe de vaisseaux ligneux comme charnière au lieu d'un seul.

Remarque. — Passant de la racine aux cotylédons, il y a réduction du développement des files vasculaires ligneuses, réduction qui, chez le *Veronica*, ne porte jamais sur les premiers vaisseaux ligneux. Cette réduction porte non seulement sur les files vasculaires suivant leur longueur, mais aussi sur leur nombre.

3° *Cucumis*. — Dans le cas du *Cucumis*, nous retrouvons le cas des *Veronica* : une file vasculaire ligneuse à partir du pôle ligneux dans la radicule. Mais une nouvelle complication se produit ; le massif parenchymateux extrapolaire présente une différenciation tellement considérable qu'il bouscule littéralement et de façon brusque le pôle ligneux ; il le disloque, le traverse et vient se mettre en contact avec la moelle.

Cette pression du massif extrapolaire dans les trois cas envisagés doit entrer aussi probablement en ligne de compte dans l'écrasement des vaisseaux libériens et ligneux. Un fait plaide en faveur de cette hypothèse : chez les plantes paléozoïques où la structure alterne persiste en même temps que les autres dispositions, les premiers vaisseaux ligneux ne se trouvent pas écrasés, et le massif extrapolaire n'existe pas. Nous verrons qu'il y a une autre raison, celle-là très nettement établie, de la dislocation des premiers vaisseaux ligneux.

B. DIFFÉRENCIATION DU LIBER ET CAUSE INTRINSÈQUE D'INVERSION DU FAISCEAU LIBÉRO-LIGNEUX. — 1° *Différenciation du liber chez le « Veronica »*. — Comme

nous venons de le voir, les premiers vaisseaux libériens suivent dans leur flexion les files cellulaires qui les joignent au pôle ligneux; nous verrons même ultérieurement qu'ils accentuent leur mouvement relatif par un procédé spécial. Leur différenciation chez *Veronica* présente un intérêt tout particulier.

Les deux premiers tubes criblés situés dans la radicule, chacun à l'extrémité du diamètre compris dans le plan de contact des cotylédons, prennent, dans l'axe hypocotylé, une position asymétrique l'un par rapport à l'autre; l'un se déplaçant de sa position première vers la gauche, l'autre vers la droite pour venir, chacun dans le cotylédon auquel il appartient, se placer à peu près à l'extrémité du diamètre passant par les pôles ligneux. De sorte qu'ils accomplissent un quart de tour sur la circonférence limitant le cylindre central.

Cette dissymétrie observée chez toutes les plantules très jeunes de *Veronica* cesse lorsque apparaît le deuxième tube criblé.

Alors se présente un autre fait digne de remarque. Observons ce qui se passe en prenant comme point de départ les quatre premiers tubes criblés apparus dans la radicule et le cotylédon.

Dans la racine : nous voyons apparaître les nouveaux tubes criblés entre le pôle libérien et le pôle ligneux successivement en partant du pôle libérien pour aller rejoindre le pôle ligneux, de telle sorte que le plus jeune tube criblé comme différenciation est en même temps le plus rapproché du pôle ligneux en suivant le péricycle auquel les tubes criblés sont juxtaposés.

Dans le cotylédon : le premier tube criblé est superposé à la première cellule vasculaire ligneuse. Les nouveaux tubes criblés se différencient toujours suivant le péricycle, mais en sens exactement inverse de celui observé dans la radicule.

Nous citerons comme exemple typique les coupes sériées de *Veronica officinalis*. Mais, sans même observer le fait sur les coupes, il est évident *a priori*. Considérant le commencement et la fin de la différenciation du faisceau libéro-ligneux

primaire, nous voyons le premier tube criblé radiculaire à égale distance des deux pôles ligneux, il leur est superposé dans le cotylédon. Or, lorsque la différenciation libéro-ligneuse est achevée, il existe une couronne libérienne complète; donc dans la radicule, la différenciation se fait du pôle libérien vers le pôle ligneux et inversement dans le cotylédon à partir des extrémités du diamètre perpendiculaire à celui situé dans le plan de contact des cotylédons vers les extrémités de ce dernier avec les intermédiaires entre les deux modes de différenciation, lorsqu'on remonte de la radicule dans le cotylédon.

Si donc maintenant nous considérons le faisceau du cotylédon dans son ensemble, la première cellule vasculaire ligneuse et le premier tube criblé sont superposés chez les *Veronica*. Si, toujours au même niveau, nous prenons seulement le bois et les deux tubes criblés différenciés les derniers, nous obtenons une disposition alterne presque typique, mais évidemment le bois reste appliqué contre le bord interne du demi-cylindre central du cotylédon.

Fait intéressant à noter, les premiers tubes criblés sont alternes dans la radicule, intermédiaire dans l'axe hypocotylé et superposés dans les cotylédons; la série des coupes transversales montre qu'il y a continuité absolue dans ces deux premières files de tubes criblés. Les autres tubes criblés sont ou tendent à devenir superposés dans la radicule et alternes dans les cotylédons, mais ils sont sans continuité entre eux. Les deux premières files criblées marquent la limite entre les tubes criblés inférieurs et les tubes criblés supérieurs.

Chez l'*Urtica* et le *Carum*, il est probable que les choses se passent de même sorte en ce qui concerne la différenciation du liber. Nous n'avons pas fait de coupes dans des plantules assez jeunes pour observer une symétrie ou asymétrie originelle.

2^o *Inversion du dédoublement des files de conjonction du pôle ligneux au liber.* — Si nous considérons une coupe faite dans une radicule de Véronique, par exemple dans le *V. officinalis*, nous constatons sur une coupe non figurée, dans la radicule, que les cellules divergent régulièrement à partir

du pôle ligneux vers le tube criblé. Il existe deux files de conjonction principales : l'une, partant du pôle ligneux, s'enfonce vers le centre de la radicule, bifurque, et chacune des deux bifurcations s'infléchit, se relève et va rejoindre le tube criblé correspondant; une deuxième file suit l'assise péricyclique en la doublant et aboutit au même tube criblé. Dans le cotylédon, les branches de la bifurcation se sont infléchies suivant le tube criblé dans son déplacement; il semble qu'il y a eu réduction de la file accolée au péricycle allant du pôle ligneux au pôle libérien, en tout cas il y a évidemment dédoublement de l'autre file vers l'extérieur et à son extrémité. Le cylindre central est trop peu développé chez les *Véroniques* pour fournir de bons exemples; chez le *Veronica hederæfolia*, où il est assez grand, nous n'avons de coupes que dans des plantules âgées.

Mais, si les coupes des *Veronica* ne peuvent nous donner des preuves rigoureusement démonstratives, chez le *Carum Carvi* le phénomène, beaucoup plus accentué, peut nous en fournir. La radicule présente des files bien nettes divergeant à partir du futur pôle ligneux : l'une appliquée contre le péricycle, l'autre centripète traverse le cylindre centrale bifurqué, et toutes deux aboutissent au premier tube criblé. Le cotylédon montre un pôle ligneux à un seul vaisseau et deux tubes criblés en alternance avec le vaisseau ligneux. Sur le côté droit de la figure, on voit bien qu'il y a eu réduction des files comprises entre les deux que nous avons considérées; par contre, il s'en est différencié quelques autres en sens inverse par dédoublement de la branche de bifurcation du côté externe. Sur le côté droit de la figure, il est visible que la file doublant l'assise péricyclique a été repoussée et enfoncée en suivant le vaisseau ligneux dans sa migration. La file provenant de la bifurcation s'est dédoublee vers l'extérieur du faisceau; il en est de même à gauche, mais avec un peu de retard.

Chez l'*Urtica pilulifera*, il en est de même peut-être encore plus nettement. Chez le *Cucumis dipsaceus*, nous ne savons pas comment se comporte le faisceau, au point de vue présentement envisagé, n'ayant pas observé des plantules assez jeunes.

Quoi qu'il en soit, dans les plantules que nous avons étudiées aux stades assez jeunes, la preuve peut être faite de façon différente de celle que nous venons d'exposer. Il semble certain que les différenciations vasculaires ligneuses ou libériennes indiquent dans le parenchyme du cylindre central, là où elles se produisent, l'ordre de succession dans le temps de la naissance des cellules des tissus. Or nous avons vu que le tube criblé occupe toutes les positions dans le faisceau libéro-ligneux, depuis celle de la racicule jusqu'à celle qu'il occupe dans le cotylédon; dans chacune des positions extrêmes, il est relié au pôle ligneux par une file de cellules; il est logique de penser que, dans la racicule, les files cellulaires, pour leur partie libérienne, sont de plus en plus jeunes en se rapprochant du pôle ligneux à partir du pôle libérien, puisque leurs extrémités différencient la suite des tubes criblés dans cet ordre. Dans le cotylédon, le fait inverse se produisant, on doit en tirer la conclusion inverse. Le premier vaisseau libérien occupant, de la racine au cotylédon, successivement toutes les positions entre l'alternance et la superposition, il faut conclure aux développements intermédiaires des files entre le développement observé dans la racine et le développement dans le cotylédon.

Ce fait du dédoublement externe et de la réduction numérique des files internes accélère le passage, longitudinalement, de la disposition alterne radiculaire à la disposition superposée cotylédonaire et réduit en même temps le nombre des éléments qu'on doit regarder comme identiques dans les deux membres de la plantule, racicule et cotylédons.

§ 5. — Dédoublement des faisceaux libéro-ligneux.

A. DÉDOUBLEMENT DU FAISCEAU LIGNEUX. — Maintenant que nous savons ce qu'il faut penser de l'inversion et de l'identité du faisceau libéro-ligneux passant de la racine à la tige et au cotylédon, nous allons examiner rapidement le dédoublement de ce faisceau sur le même parcours :

1^o *Dédoublement chez le « Veronica »*. — Par dislocation et

écrasement. Un simple coup d'œil jeté sur une série de coupes transversales d'une plantule jeune suffit à prouver surabondamment qu'il n'existe pas trace de dédoublement, de même d'ailleurs que chez *Lamium*, *Urtica* et *Carum*.

Sur une série assez âgée, il semble au contraire exister, mais un examen attentif montre immédiatement qu'on se trouve seulement en présence d'une apparence de dédoublement dû à la dislocation du pôle ligneux, à l'écrasement progressif de ses éléments dans leur ordre d'apparition d'une part, et cela, d'autre part, d'autant plus rapidement qu'on s'élève dans le cotylédon, exactement comme M. G. Chauveaud l'a montré.

2° *Dédoublement chez le « Cucumis »*. — Par non-différenciation. Chez le *Cucumis dipsaceus*, les choses sont plus compliquées. Le faisceau ligneuxradiculaire se fragmente en trois ou quatre groupes sans pour cela qu'il y ait dislocation, écrasement d'éléments vasculaires. Les vaisseaux ligneux cessent de se différencier progressivement à mesure qu'on s'élève dans l'axe hypocotylé et le cotylédon suivant leur ordre d'apparition dans le faisceau radiculaire. C'est encore ce que M. G. Chauveaud a observé; nous n'avons rien à y ajouter.

B. DÉDOUBLEMENT DU FAISCEAU LIBÉRIEN. — 1° *Dédoublement chez le « Veronica »*. — Chaque faisceau libérien se dédouble, passe dans l'axe hypocotylé et le cotylédon, s'appauvrissant rapidement en vaisseaux radiculaires du côté interne au moment du passage dans l'axe hypocotylé et s'enrichissant au contraire du côté externe de nouveaux vaisseaux libériens cotylédonaires. En haut, il ne reste que deux vaisseaux radiculaires.

Aux stades très jeunes, il y a identité entre les deux parties du faisceau.

2° Chez le *Cucumis*, nous n'avons qu'une série relativement âgée : le faisceau se dédouble, chaque moitié tourne sur elle-même, entraînant le bois accolé à sa portion interne.

§ 6. — Comparaison des observations sur les coupes de plantes actuelles et paléozoïques.

Si nous comparons la figure 52 du *Lamium amplexicaule* avec la figure 90 du *Poroxyton Edwardsii* (p. 238 de l'ouvrage de M. G. Chauveaud sur l'*Appareil conducteur des plantes vasculaires*), nous sommes immédiatement frappés par la ressemblance que présentent ces deux coupes de faisceaux ligneux. Hormis la courbure de la zone cambiale dans le *Lamium amplexicaule*, due à la forme très arquée qu'elle prend nécessairement dans le cotylédon, elle est la copie exacte de celle du *Poroxyton Edwardsii*. En effet, il est visible que l'apparition de la zone cambiale s'est faite également entre le liber primaire, l'assise péricyclique et le bois primaire; or, dans la figure 52 du *Lamium*, la zone cambiale présente cette régularité autour du faisceau ligneux, elle n'est pas touchée par l'accélération basifuge que nous avons constatée dans la plupart des autres cas.

La seule différence entre le *Poroxyton* et le *Lamium* serait la conservation des formations primaires chez le premier et leur dislocation chez le *Lamium*, si nous prenions une plante plus âgée.

Nous pouvons en conclure que la différence réelle entre le faisceau primaire des plantes paléozoïques et celui des plantules que nous avons étudiées ne consiste pas dans la non-différenciation en général des premiers vaisseaux ligneux, mais dans le repoussement du faisceau primaire par la différenciation d'un massif parenchymateux extrapolaire à développement basifuge, qui est l'amorce de la zone cambiale.

Si nous comparons le *Lamium* et le *Veronica*, nous constatons que le faisceau ligneux primaire du *Lamium* est développé au maximum dans le cotylédon, tandis que dans le *Veronica* se manifeste une tendance à la réduction des formations primaires, non pas en suivant l'ordre d'apparition de ces éléments dans la radicule, mais en sens inverse. Les premiers vaisseaux ligneux se forment toujours, la réduction porte

sur les suivants. L'apparition, l'extension de la zone cambiale, surtout dans sa partie extrapolaire, devient de plus en plus précoce à mesure qu'on s'élève.

Enfin, chez le *Cucumis*, la réduction, au contraire, se présente telle que la décrit M. G. Chauveaud. La différenciation cesse progressivement à partir du pôle ligneux et de bas en haut.

Quatre conclusions générales se dégagent des faits que nous venons de discuter ou de constater sur les coupes transversales étudiées jusqu'ici :

1° Un massif parenchymateux qui prend son origine dans l'assise péricyclique se différencie en face du pôle ligneux. Il est de plus en plus important radialement de bas en haut ; son importance peut être presque nulle ou très considérable ;

2° L'identité du faisceau cotylédonaire et radiculaire ne doit pas faire de doute, mais elle peut varier de presque complète à presque nulle ;

3° Il y a dans tous les cas inversion du faisceau libéro-ligneux dans le cotylédon ; cette inversion présente tous les degrés ;

4° Il n'y a jamais de véritable dédoublement du bois.

DEUXIÈME PARTIE : *Discussion des faits fournis par les coupes longitudinales.* — Voyons si les coupes longitudinales vont confirmer les faits observés sur les coupes transversales. Ces coupes n'ont été faites que dans *Veronica*. Mais les faits observés sur les coupes transversales des autres plantules n'étant que du plus ou du moins de même nature, les coupes dont nous allons examiner les résultats valent pour les autres plantules à condition de corriger par ce que nous en avons appris précédemment.

§ 1. — Migration du pôle ligneux.

Nous avons vu, dans la coordination des faits, au chapitre II, que dans une plantule au premier stade de croissance, sur une coupe longitudinale du *Veronica*, on observe une seule file vasculaire ligneuse ininterrompue depuis la radicule jusque

dans le cotylédon. Cette file vasculaire ligneuse est accolée dans la racine au péricycle et, restant dans la même plan vertical, s'enfonce graduellement vers le centre du cylindre central, dans l'axe hypocotylé, pour venir se ranger dans le cotylédon, à la limite interne du demi-cylindre central.

Le simple examen des faits présente un vaisseau ligneux parfaitement caractérisé, une file de cellules vasculaires ligneuses bout à bout sans qu'il y ait aucune solution de continuité entre elles.

Or, suivant M. G. Chauveaud : *a.* ou bien le recul apparent du premier vaisseau ligneux vers l'intérieur des tissus est dû en réalité à ce que la première file vasculaire cesse de se différencier à partir d'une certaine hauteur pour céder la place à la deuxième, celle-ci, plus haut, à la troisième, etc. ;

b. Ou bien le premier, puis plus haut le deuxième, enfin le troisième vaisseau, etc., se trouvent résorbés. Ce qui donne l'illusion d'un déplacement du premier vaisseau ligneux de l'extérieur vers l'intérieur, lorsqu'on passe de la radicule à l'axe hypocotylé et au cotylédon.

Qu'on puisse soutenir que l'illusion est possible sur une série de coupes transversales faites de bas en haut, nous pouvons l'admettre à la rigueur ; mais que cette même illusion ait lieu sur une coupe longitudinale, ceci est invraisemblable. C'est qu'en effet, sur une série de coupes transversales, au moins dans le cas des observations antérieures aux nôtres dans des plantules âgées et avec des lacunes considérables entre deux coupes faites à des niveaux quelquefois relativement très distants l'un de l'autre, le fait du passage d'une file à une autre aurait pu se produire en restant inaperçu, tandis que sur une coupe longitudinale il n'en est plus de même, le passage d'une file à une autre serait très visible ; on verrait une formation vasculaire en escalier plus ou moins accusée. Or, les coupes longitudinales ne montrent rien de semblable. Le premier vaisseau ligneux est parfaitement régulier, et cela aussi bien dans ses portions droites que dans sa portion courbée.

Sur une coupe longitudinale faite dans une plantule de Véronique à un stade de croissance assez avancé, présentant

par exemple trois ou quatre vaisseaux ligneux, et qui subit un commencement de dégénérescence dans le faisceau ligneux, nous devrions voir, en suivant les vaisseaux de la radicule dans le cotylédon, si l'explication de M. G. Chauveaud était exacte, la dégénérescence vasculaire atteindre le premier vaisseau ligneux sur une grande portion de sa longueur, puis le deuxième sur une longueur moins grande, puis le troisième, etc., dans le sens radial et du péricycle vers le centre. Or, par exemple, dans le *Veronica arvensis*, si nous considérons une coupe longitudinale à ce stade de croissance, nous constatons que dans l'axe hypocotylé la dégénérescence a une tendance à gagner du centre vers la périphérie.

Dans le faisceau ligneux de droite, sur la figure, nous voyons le premier vaisseau ligneux en voie de dislocation; si nous le suivons dans le cotylédon, il passe peu à peu sur le suivant (deuxième), et, alors que dans la radicule le deuxième était interne par rapport au premier, dans le cotylédon il est presque externe par rapport au premier.

Et aucun doute n'est admissible sur l'identité du premier vaisseau ligneux dans l'axe hypocotylé et le cotylédon, à moins d'admettre que dans le cotylédon le premier vaisseau se disloque après le deuxième.

Il existe une autre preuve, mais celle-là indirecte, de l'identité des premiers vaisseaux ligneux dans la radicule, l'axe hypocotylé et le cotylédon, en ce qui concerne les plantules étudiées dont le faisceau ligneux a la structure générale du *Veronica*. Dans celles où les premiers vaisseaux ligneux cessent de se différencier par leur extrémité supérieure dans l'ordre d'apparition, par exemple *Cucumis dipsaceus*, la cessation de la différenciation est parfaitement nette; il n'y a pas de confusion possible entre deux vaisseaux successifs, pas d'illusion possible de continuité de l'un avec l'autre.

§ 2. — Migration du pôle libérien.

1^o *Coupe longitudinale*. — Nous avons dit que les vaisseaux libériens suivent le mouvement général d'inversion du faisceau libéro-ligneux. Une coupe longitudinale dans le *Veronica*

Beccabunga, passant par l'axe du premier vaisseau libérien, dans la partie infléchie, le montre nettement, puisqu'on voit le vaisseau criblé passer progressivement sur les autres files cellulaires parallèles, grâce à l'épaisseur de la coupe. Il se produit une convergence des files cellulaires vers un point situé à la hauteur de la séparation des deux cotylédons qui ne peut laisser aucun doute à ce sujet.

Enfin, en examinant les coupes longitudinales successives, on se rend très bien compte de ce qu'il n'y a qu'une file vasculaire libérienne de bas en haut de la plantule dans le cas où, comme dans la coupe du *Veronica Beccabunga*, il n'y a qu'un vaisseau libérien de différencié par faisceau.

2° *Coupes obliques*. — Les coupes longitudinales ne sont pas seules à nous montrer l'inflexion des vaisseaux libériens dans l'axe hypocotylé des Véroniques. Les coupes transversales passent toujours obliquement à travers les vaisseaux libériens à ce niveau, de même qu'à travers les files adjacentes, mais de façon moins sensible. Ceci ajoute à la preuve de l'inversion générale du faisceau libéro-ligneux. Dans les plantules où, comme chez le *Veronica*, la torsion se fait assez brusquement, le fait est bien visible et, dans certaines séries de coupes, il est très net, ainsi par exemple, dans le *Veronica officinalis*, sur une coupe seulement, on passe, pour le vaisseau libérien, de la disposition franchement alterne à la disposition superposée, sans que le mouvement du vaisseau ligneux soit bien accentué.

Comme pour le bois, le fait de la torsion s'impose chez le liber et tout le reste du faisceau.

3° Cette torsion des deux premiers vaisseaux libériens vient confirmer le fait que nous avons précédemment énoncé des dédoublements inverses des files cellulaires de jonction du liber au bois. La file longitudinale aux dépens de laquelle se constitue le premier vaisseau libérien est de même âge d'un bout à l'autre de la plantule, relativement aux autres situées au niveau où l'on veut la considérer. Pour repousser le fait du dédoublement que nous admettons, il faudrait supposer que la file libérienne longitudinale glisse entre deux formations fixes, les files cellulaires transversales d'une

part et le péricycle d'autre part, ce qui est impossible matériellement.

Les mouvements qui déplacent des formations les unes par rapport aux autres dans le cylindre central ne peuvent prendre naissance que dans des inégalités de cloisonnements, dédoublements de files cellulaires, constitution de massifs.

Pour résumer cette question, nous dirons que :

a. Il y a une rangée mère de cellules joignant le pôle ligneux au premier tube criblé dans la racine ;

b. Que cette file donne dans la racine, au moins par son extrémité libérienne, des dédoublements successifs entre elle-même et le pôle ligneux, dédoublements dans le sens de la rangée ;

c. Qu'elle donne des dédoublements de part et d'autre dans la base du cotylédon ou l'axe hypocotylé ;

d. Qu'elle donne des dédoublements uniquement externes dans le cotylédon.

§ 3. — Croissance intercalaire. — Plantes actuelles et paléozoïques.

Les deux coupes figurées par M. G. Chauveaud dans son ouvrage sur *l'Appareil conducteur des plantes vasculaires*, faites l'une dans la tige de *Poroxydon Edwardsii* Renault, l'autre dans *Sphenophyllum plurifoliatum*, montrent une persistance remarquable des formations primaires alternes au milieu des formations secondaires superposées. Il en conclut que l'accélération basifuge du développement était nulle dans ces plantes paléozoïques. Nous avons vu que, chez les plantes actuelles, la dislocation des premiers éléments est la conséquence, non pas d'une sorte de hâte des plantes à réaliser de plus en plus rapidement la disposition superposée à mesure qu'on s'éloigne de la base vers la tige et les cotylédons, mais de la croissance intercalaire dont les jeunes plantules sont le siège, et non seulement les jeunes plantules, mais aussi les parties très jeunes des tiges et des racines, qui dissocient de la sorte leurs jeunes vaisseaux, quelle que soit la disposition qu'ils affectent, toujours du

même fait que la croissance ne se fait pas de façon complètement et exclusivement terminale.

Une idée s'impose alors à l'esprit : ou bien, chez les plantes paléozoïques, la croissance des organes était exclusivement et rigoureusement terminale, ou bien elle était complète avant toute différenciation vasculaire. L'état de nos connaissances actuellement ne nous permet de résoudre la question ni dans un sens ni dans l'autre. Mais il paraît plus vraisemblable d'admettre une différenciation tardive des premières formations vasculaires libéro-ligneuses que de supposer l'arrêt immédiat de la prolifération longitudinale dès les trois ou quatre premières rangées ainsi que l'arrêt de croissance individuel non moins immédiat des cellules dès leur origine.

§ 4. — Ornementation des premiers vaisseaux (annelés, spiralés).

On a distingué les vaisseaux ligneux annelés des vaisseaux spiralés ; or, dans toutes les coupes longitudinales que nous avons faites dans des plantules très jeunes, nous n'avons jamais trouvé que des vaisseaux spiralés à spire très serrée. Dans des coupes de plantules plus âgées, au contraire, nous avons constaté la présence de ces deux sortes de vaisseaux, les vaisseaux annelés ou à spire très relâchée occupant la place des premiers éléments ligneux différenciés. Il faut en conclure, tout au moins pour les plantules que nous avons étudiées, que les vaisseaux annelés ne sont que des vaisseaux spiralés à spire serrée en voie de dislocation. Il ne peut pas en être autrement ; les vaisseaux lignifiés ne se prêtent pas à un accroissement longitudinal considérable. Les premiers différenciés à spire serrée sont entièrement lignifiés, alors que la plantule est en pleine croissance par en haut et par en bas. Et cette élongation n'affecte pas que les extrémités, elle porte sur toute la longueur ; il en résulte nécessairement un déroulement de la spire et une séparation en anneaux isolés de ses parties soudées, d'où une apparence de formation de vaisseaux à larges spires ou de vaisseaux annelés. Et la

tension va jusqu'à rupture complète de la membrane reliant primitivement les éléments de la spire. Il y a dislocation du vaisseau primitif et, sur des coupes transversales, on retrouve à des niveaux plus ou moins élevés des débris de spire ou d'anneaux enchâssés dans les autres cellules et de plus en plus aplatis entre leurs parois. La croissance continuant pendant quelque temps, les débris se trouvent de plus en plus comprimés et de plus en plus espacés, à tel point qu'on peut les prendre, lorsque, par hasard, la coupe vient à passer à leur niveau, pour de simples épaississements accidentels des parois voisines. Mais nous ne pensons pas qu'il faille aller jusqu'à en conclure, avec M. G. Chauveaud, qu'il y a une véritable résorption, la dislocation semant à intervalles fort espacés des fragments très aplatis de la spire pouvant donner l'illusion que les vaisseaux sont disparus totalement.

Les vaisseaux libériens, pour la même raison que les vaisseaux ligneux, se trouvent eux aussi disloqués et écrasés contre le péricycle.

§ 5. — Origine des faisceaux foliaires.

Maintenant que nous connaissons l'origine et la nature du faisceau libéro-ligneux des deux feuilles cotylédonaire, il nous est permis de nous demander quelles sont l'origine et, par conséquent, la nature du faisceau foliaire proprement dit.

Le faisceau libéro-ligneux foliaire n'a-t-il aucun rapport avec les formations primitivement alternes qui ont totalement disparu de la tige au cours des âges ? Ne représente-t-il que la partie libéro-ligneuse développée dans les cotylédons aux dépens du massif cellulaire parenchymateux extrapolaire ?

L'état de nos observations ne nous permet pas de répondre affirmativement à ces questions ; mais ni l'une ni l'autre des deux hypothèses n'est invraisemblable et inadmissible.

Nous avons vu que la proportion des vaisseaux ligneux et libériens faisant partie de la disposition primitive alterne pouvait être plus ou moins considérable dans le faisceau

du cotylédon; nous pouvons supposer qu'il en est de même dans le faisceau de la feuille.

Nous pouvons aussi bien supposer que les premières formations vasculaires ont totalement disparu, ont cessé de se différencier au profit des nouvelles formations, qui, par un développement de plus en plus hâtif à partir de la base vers le sommet de la plante, les ont atrophiées et supprimées peu à peu, les confinant, lorsqu'elles existent encore, dans les deux premières feuilles influencées par la nécessité d'une mise en rapport avec l'alternance radiculaire.

TROISIÈME PARTIE : *Explication physiologique de l'inversion et du dédoublement.* — Nous ne reviendrons pas sur l'explication mécanique de l'inversion du faisceau libéro-ligneux, sur le comment de cette inversion, fait d'observation pure et simple que nous avons étudié tout au long précédemment. Elle est la résultante des pressions externes et internes exercées sur les faisceaux libériens et ligneux par le massif parenchymateux extrapolaire et les dédoublements externes des files vasculaires.

Mais nous n'avons encore rien dit du pourquoi de ces faits, de leur cause, qui semble être d'ordre physiologique. Les dispositions obtenues paraissent être sous la dépendance des fonctions remplies par le faisceau dans les différents membres de la plante.

La disposition alterne est évidemment une disposition primitive, l'on n'en peut douter; elle a certainement précédé la disposition superposée dans les périodes anciennes de l'histoire des végétaux, comme le prouve surabondamment l'étude des coupes faites dans des plantes fossiles. L'ontogénie n'est pas moins démonstrative. Il n'en est pas moins vrai qu'à l'époque actuelle la disposition alterne est reléguée dans la racine, l'axe hypocotylé souvent, mais déjà avec tendance à la superposition, et la base des cotylédons dans lesquels elle devient toujours superposée à un niveau plus ou moins élevé. On peut donc dire que la disposition alterne caractérise la racine, la disposition superposée caractérise la feuille dans la nature actuelle chez les Phanérogames. Il est en-

tendu qu'il ne s'agit que des formations primaires.

Pour quelles raisons la disposition alterne s'est-elle conservée dans la racine intégralement ? Pourquoi a-t-elle évolué dans la feuille et la tige au point de se trouver superposée dès le premier instant ?

Nous ne pouvons répondre à cette double question que par des hypothèses, très vraisemblables, mais sans apporter de certitude. Une communication de M. G. Bonnier à l'Académie des sciences (1) a déjà donné une explication que nous ne pouvons que confirmer et préciser.

§ 1. — Utilité de la disposition alterne de la racine.

Cette disposition dans la racine est la conséquence même des fonctions remplies par les vaisseaux du bois et les vaisseaux libériens.

La croissance des végétaux supérieurs se fait par les extrémités et par la périphérie. La sève élaborée, immédiatement assimilable par les cellules en voie de recloisonnement, doit tendre à se porter vers les points où l'activité de construction est la plus grande. Ce maximum d'activité étant réalisé spécialement à la périphérie, le liber, qui apporte la nourriture prête à l'assimilation, tend en conséquence à se localiser de façon générale vers la partie externe du cylindre central. Cette explication paraît d'autant plus vraisemblable que, dans l'extrémité de la radicule, bien au-dessous des poils absorbants, alors que les éléments ligneux ne sont pas encore représentés, des tubes criblés existent déjà, amenant la sève assimilable dans le parenchyme primitif en pleine intensité de cloisonnement, pour donner l'écorce et le cylindre central. Ce fait que le liber apparaît seul dans les parties en état actif de croissance justifie, nous semble-t-il, entièrement l'explication que nous donnons sur son existence dans les végétaux supérieurs à la partie externe du cylindre central dans la racine, la tige et la feuille.

(1) G. BONNIER, La différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige (*C. R. Acad. sc.*, t. CXXXI, p. 1276, séance du 30 décembre 1900.).

De la position du liber dans la racine dépend étroitement celle des éléments ligneux. Un fait d'abord est à remarquer partout, dans un végétal supérieur (certains cas mis à part), sauf dans l'extrémité de la racine, les formations ligneuses sont enserrées dans l'intérieur des formations libériennes.

Ceci se comprend facilement si l'on songe au rôle joué respectivement par le liber et le bois dans le corps de la plante. Le liber, dans toute l'étendue du corps de la plante, continue sans interruption son rôle nourricier; il doit se trouver placé vers l'extérieur du cylindre central pour apporter la sève aux formations nouvelles.

Le bois, lui, transporte uniquement une sève qui ne peut être utilisée immédiatement; il ne joue pas de rôle actif dans la formation des tissus nouveaux. S'il se développait extérieurement au liber, il gênerait sa formation. Il semble donc logique qu'il n'occupe pas une autre place que celle qu'il a dans le corps de la plante.

Mais, si dans le corps du végétal les éléments ligneux n'ont qu'un rôle passif en comparaison de celui du liber, il n'en est pas de même dans l'extrémité de la radicule. S'il est utile, dans les parties âgées d'un organe, que le bois soit situé vers la partie intérieure du cylindre central, dans la radicule, sa fonction exige qu'il occupe une position analogue à celle du liber, qu'il soit placé à la périphérie du cylindre central. En effet, la radicule incorpore la sève brute par les poils absorbants. A cette hauteur se fait précisément l'absorption par les vaisseaux ligneux. Situés d'une façon centrale, leur fonction serait rendue plus difficile. Cette fonction d'absorption accomplie, les vaisseaux, n'ayant plus de raison de se former à la périphérie, se différencient de façon centripète et ne progressent ensuite vers l'extérieur que lorsqu'ils n'ont plus la possibilité de continuer leur différenciation vers le centre du cylindre central.

§ 2. — Différenciation superposée des feuilles.

Contrairement à la racine, la disposition typique actuelle des feuilles est superposée. Là, comme précédemment, la

situation réciproque du bois et du liber semble nettement commandée par leurs fonctions respectives.

Les éléments ligneux apportent la sève brute puisée par la radicule, la feuille, la débarrasse de la trop grande quantité d'eau qu'elle contient, la rend assimilable, s'en nourrit et envoie l'excès dans le reste du corps de la plante, par le moyen des vaisseaux criblés.

Pour savoir comment se comporteront les vaisseaux du bois dans la feuille, il suffit de se rendre compte de la partie de la feuille où s'accomplit spécialement l'élaboration de la sève. Or, elle se fait dans la moitié supérieure ou face ventrale de la feuille bourrée de grains de chlorophylle et exposée au soleil. Les vaisseaux ligneux dans la feuille sont situés vers la partie spécialement assimilatrice. Le bois apporte la sève brute qui s'élabore dans le tissu palissadique chlorophyllien. Cette sève se porte alors vers la partie inférieure ou dorsale, où elle perd de l'eau et respire. Elle est en partie employée sur place, et le reste est repris par le liber placé en face du bois sur le côté opposé du cylindre central et baignant pour ainsi dire dans le liquide nourricier qu'il est chargé de distribuer au reste de la plante.

Le fait de l'accélération basifuge s'explique, semble-t-il, fort bien par la tendance à la réalisation pour chaque membre de la plante du type de disposition qui convient le mieux à la fonction à laquelle il est adapté.

§ 3. — Explication de l'arrêt de différenciation (simulant un dédoublement).

Nous avons vu que le dédoublement apparent du faisceau ligneux avait pour cause la disparition des premiers vaisseaux ligneux par dislocation, étirement, écrasement. Le rôle des premiers vaisseaux étant devenu de plus en plus éphémère par suite de l'exagération de ces phénomènes dans certaines familles, les vaisseaux ligneux ont peu à peu cessé leur différenciation. La justification de

cette hypothèse doit être vue dans le fait du développement de plus en plus considérable du massif parenchymateux lorsqu'on s'élève de la base vers le sommet de la plantule. La non-différenciation ne serait que le cas limite de la disparition plus ou moins complète qu'ils subissent du fait du développement de la plantule.

CONCLUSIONS

I. — Conclusions générales.

1^o Dans le passage de la racine à la tige, aucune des plantes observées ne présente un dédoublement véritable des faisceaux ligneux.

2^o Dans toutes ces plantules, il y a inversion plus ou moins accentuée du faisceau libéro-ligneux sur lui-même, le parenchyme non différencié participant à l'inversion.

3^o L'identité du faisceau cotylédonaire et du faisceau radiculaire n'est absolue en aucun cas ; il y a toujours vers la partie haute du faisceau libéro-ligneux, et dans des proportions qui peuvent être considérables ou très faibles, adjonction de tissus plus récents.

4^o Ces formations nouvelles sont, comme on va le voir, la cause principale de l'inversion constatée. Elles sont de deux sortes :

a. Un massif parenchymateux se produit en dehors du pôle ligneux, dans le cylindre central, et son développement est d'autant plus grand dans le sens radial qu'il se produit à une plus grande hauteur. Ce massif est en outre l'amorce de la zone qui donnera les formations secondaires ;

b. Des dédoublements externes se produisent dans la file joignant le pôle ligneux au pôle libérien à travers le cylindre central, vers son extrémité, c'est-à-dire vers la partie qui se trouve un peu en deçà du pôle libérien par rapport au pôle ligneux, pendant que cessent les dédoublements internes qui donnent les files comprises entre celle

joignant les deux pôles libériens et ligneux et le péri-cycle. Leur action est très sensible sur le déplacement libérien latéral (vérifié chez les *Veronica*, *Cucumis*, *Urtica*).

5° Le passage de la disposition alterne à la disposition superposée a lieu de deux façons :

a. A un niveau déterminé, par apparition de vaisseaux de plus en plus récents qui se différencient en suivant la direction des files cellulaires joignant le pôle ligneux au liber, de celui-là vers celui-ci pour le bois, inversement pour le liber ;

b. De bas en haut, par déplacement progressif de ces vaisseaux les uns relativement aux autres, combiné avec l'apparition de nouveaux vaisseaux ligneux et libériens dans le sens convenable.

6° Il ne doit pas être établi de distinction entre vaisseaux à spire serrée, à spire lâche ou vaisseaux annelés ; ces dernières formes ne sont que le résultat de la dégénérescence du vaisseau à spire serrée. Nous n'avons jamais observé de véritables vaisseaux annelés dans les racines, axes hypocotylés ou cotylédons.

7° Le fait de la conservation des formations alternes chez les plantes fossiles des terrains anciens jusque dans la tige prouve :

a. Ou bien qu'il n'y avait pas de véritable croissance intercalaire dans ces plantes, car c'est la croissance intercalaire, en général, qui détermine la dislocation ou la fragmentation des premiers éléments vasculaires ;

b. Ou bien que les vaisseaux se différenciaient très tardivement après l'élongation complète des éléments voisins.

II. — Conclusions particulières à *Veronica*.

1° Il n'existe pas de dédoublement véritable ; mais un dédoublement apparent résulte de la dislocation et de la dispersion des fragments des premiers vaisseaux dans leur ordre d'apparition.

2° Il y a inversion incomplète du faisceau libéro-ligneux. Chacune des deux files centripètes de vaisseaux ligneux qui existent dans la radicule se contracte au passage dans l'axe hypocotylé et les cotylédons; les derniers vaisseaux formés finissent par déborder le groupe central, à droite et à gauche.

3° Dans la radicule, existent deux pôles libériens et deux pôles ligneux. La différenciation des tubes criblés s'y produit à partir des pôles libériens vers les pôles ligneux, en suivant le péricycle.

Dans la position intermédiaire, située à un niveau variable dans l'axe hypocotylé, on trouve quatre pôles libériens et deux pôles ligneux, et la différenciation des tubes criblés se produit à droite et à gauche de ces quatre pôles libériens, que l'on peut considérer comme résultant du doublement des deux pôles libériens de la radicule. Dans le même cotylédon, on trouve un pôle libérien et un pôle ligneux en superposition, et la différenciation des tubes criblés se produit à droite et à gauche du pôle libérien, que l'on peut considérer comme formé par la réunion de deux des pôles de la partie intermédiaire, une moitié correspondant à la partie droite du pôle de la radicule, l'autre moitié à la partie gauche de l'autre pôle de la radicule.

4° Tandis que le faisceau ligneux cotylédonaire est presque identique à celui de la racine, dans le liber, deux vaisseaux libériens seuls conservent leur identité tout au long de la plantule, c'est-à-dire qu'il faut admettre que chacun de ces vaisseaux libériens est constitué par une file de cellules qui s'est trouvée déplacée dans sa longueur par la prolifération de tissus voisins.

III. — Conclusions pour Cucumis et Cucurbita.

1° Il n'existe pas de doublement véritable dans le passage du faisceau libéro-ligneux de la racine à la tige. Il se produit à la fois :

a. Dislocation, fragmentation et dispersion des premiers vaisseaux ligneux, dans leur ordre d'apparition;

b. Cessation de différenciation des premiers vaisseaux ligneux dans leur ordre d'apparition, se produisant de bas en haut, de sorte que ce sont des files de cellules différentes qui donnent des éléments ligneux dans les sens voulus.

2° Il y a inversion incomplète du faisceau libéro-ligneux, groupements des cellules vasculaires dans l'axe hypocotylé.

3° Le point de départ de la différenciation vasculaire ligneuse n'est pas unique; l'ordre type de différenciation est troublé.

IV. — *Conclusions pour Helianthus.*

1° Il y a inversion régulière du faisceau ligneux en passant de la racine au cotylédon; les deux moitiés pivotent autour du pôle ligneux; tout le faisceau suit.

2° Les cellules vasculaires ligneuses, considérées sur une coupe transversale, ne se différencient pas dans l'ordre habituel. Elles apparaissent dans l'ordre suivant: 1° vaisseau alterne; 2° vaisseaux superposés; 3° vaisseaux intermédiaires.

«... Le collet, anatomiquement parlant, se présente, envisagé en ses différents points et chez plusieurs végétaux à la fois, avec les aspects les plus variés...» Cette phrase du mémoire de R. Gérard, publié en 1881, et par conséquent déjà bien ancien, pourrait presque servir de conclusion au présent travail.

Toutefois c'est en employant une technique plus moderne, en faisant des coupes transversales en séries et parfois aussi des coupes longitudinales, en nous adressant toujours à des plantules jeunes que les résultats précédents ont été acquis. L'étude suivie de la différenciation des éléments, pour quelques plantes appartenant à des familles très

diverses, met en évidence de grandes différences dans la formation, la différenciation et l'orientation des éléments de la plantule.

En restant étroitement dans la limite des faits observés, on constate que ces faits confirment tantôt en partie une théorie générale sur le passage de la tige à la racine, tantôt en partie une autre théorie sur cette même question, et que parfois encore ils révèlent certains modes de différenciation qui n'avaient pas encore été observés.

Il n'y a donc pas de généralité absolue à établir dans la structure de la plantule des Phanérogames.

BIBLIOGRAPHIE

Les ouvrages et mémoires parus sur les questions touchant à notre travail depuis l'important travail de G. Chauveaud sur l'« Appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution » (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9^e série, t. XIII, année 1911) sont peu nombreux et exécutés dans les mêmes conditions d'observation. Nous ne reviendrons pas sur la bibliographie, parfaite en tous points, donnée par M. G. Chauveaud. Nous citerons seulement quelques ouvrages dont la liste a été arrêtée à la fin de l'année 1913-1914.

1. G. BONNIER et FRIEDEL. — Les vaisseaux spiralés et la croissance en longueur » (*Revue gén. Bot.*, XXIV, p. 385-391, 1912).
 2. DAUPHINÉ. — De l'évolution de l'appareil conducteur dans le genre *Kalanchoe* (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9^e série, t. XV, p. 153-163, 1912).
 3. R. H. COMPTON. — Theories of the anatomical transition from root to stem (*New Phyt.*, XI, 1, p. 13-25, 1912).
 4. SALISBURY (E. J.) — The determining Factors in petiolar structure (*New Phyt.*, XII, VIII, p. 281-289, 1913).
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Les Gastéropodes : organisation, développement et classification.

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE. — La bordure orientale du Massif armoricain.

Vu et approuvé :

Paris, le 13 février 1920.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

F. HOUSSAY.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. POINCARÉ.

